



TESIS DOCTORAL

**INHIBICIÓN DE RETORNO EN
TAREAS DE SEÑALIZACIÓN
ESPACIAL Y NO ESPACIAL.
PATRONES NEUROCOGNITIVOS EN
FUNCIÓN DE LA LOCALIZACIÓN DE
LOS ESTÍMULOS EN EL CAMPO
VISUAL**

Fdo.....

Francisco Javier Gutiérrez Domínguez

PROGRAMA DE DOUTORAMENTO EN NEUROCIENCIA
FACULTADE DE PSICOLOXÍA

SANTIAGO DE COMPOSTELA
2015









FACULTADE DE PSICOLOXÍA
Dpto. de Psicoloxía Clínica e Psicobioloxía

Campus universitario sur · 15782 Santiago de Compostela
Tfno.: 981 563 100 · Fax 981 521 581

AUTORIZACIÓN DAS DIRECTORAS DA TESE

Dña. M^a ELENA AMENDO LOSADA, profesora do Departamento de Psicoloxía clínica e Psicobioloxía e D./Dña PAULA PAZO ÁLVAREZ, profesora do Departamento de Psicoloxía clínica e Psicobioloxía;

Como Directoras da Tese de Doutoramento titulada «Inhibición de retorno en tareas de señalización espacial y no espacial. Patrones neurocognitivos en función de la localización de los estímulos»

Presentada por D. Francisco Javier Gutiérrez Domínguez, alumno do Programa de Doutoramento en Neurociencias

Autorizamos a presentación da tese indicada, considerando que reúne os requisitos esixidos no artigo 34 do regulamento de Estudos de Doutoramento, e que como Directoras da mesma non incurre nas causas de abstención establecidas na lei 30/1992.

Asdo. M^a Elena Amenedo Losada

Asdo. Paula Pazo Álvarez





*A la memoria de mi padre
y de mi abuela*



AGRADECIMIENTOS

Quisiera mostrar mi agradecimiento a Elena Amenedo, mi directora de tesis, por confiar en mí y permitirme disfrutar de esta oportunidad. Su exigencia y su visión crítica fueron una motivación para tratar de mejorar y superarme; su orientación en la investigación y su criterio experto no sólo significaron una guía para realizar el trabajo, sino que fueron para mí un ejemplo y un motivo para entusiasmarme a lo largo de este proceso de aprendizaje.

Del mismo modo quiero agradecer a Paula Pazo, mi directora de tesis, su dedicación y su consejo. Como directora de este trabajo y a través de innumerables charlas, ha compartido conmigo su pasión por la investigación y su siempre acertado punto de vista, que fueron profundamente inspiradores. Su espíritu científico y su disposición a aprender, a innovar y a enseñar, serán siempre un referente para mí.

A Laura Lorenzo, por acompañarme en los primeros pasos de este proyecto. Le estoy hondamente agradecido por su esfuerzo y su excepcional atención a este trabajo. Sus opiniones fueron muy apreciadas y una guía inestimable para realizar esta tesis.

A Sonia Doallo, por sus valiosas recomendaciones. Su brillante visión científica, su dedicación y su constante disposición para prestar ayuda hacen que sea un modelo a seguir.

A mi madre y a mi padre, por confiar en mis decisiones y ser siempre el apoyo que me permitió llevarlas a cabo. A Luchy, a mis hermanos y sobrinos y a toda mi familia. De algún modo, me encuentro siempre con ellos detrás de cada uno de los aprendizajes realizados.

A todos aquellos a quienes conocí a lo largo de estos años. A los otros dos de mi camada, Diego y Dudi. Ojalá todos los doctorandos del mundo pudiesen tener la suerte que yo tuve de contar con personas como ellos. A los que conocí al llegar, admirables en su trabajo y aún más como compañeros: a Anita, a Marta, a Alberto, a Santi, a Nayara, a María, a Cecilia, a Bea, a Álvaro. También al Comando, cómo no agradecer la capacidad de mejorar hasta los días buenos: a Zeltia, a Úrsula, a Carmela, a Sara, a Alberto, a Rubén, a Carina, a Carme, a Cris y a Laura. A Vesnushki, que sólo tiene un ala. Bajo ella me mantuvo a cubierto uno de los peores inviernos. Es lo recibido de todos ellos más de lo que me hubiese atrevido a pedir.

A todos mis amigos. A los que conocen lo que es ser un doctorando por su propia experiencia y a los que, sin saberlo, ponen su oído y su mejor cara a disposición de un tema que sólo por amistad soportan. A Diana, a su apoyo infinito.

A tanta gente que fueron inspiración y modelo a seguir: a los que pierden horas de su tiempo colaborando con una investigación; a los profesores, a los divulgadores y a todos los que saben transmitir las ganas de querer saber; a los que hacen que uno se sienta afortunado por una tarde soleada, por las vistas desde la cima o porque salió bien la comida. Al que me enseñó que aun cuando uno pierda vista, tiene olfato, aunque nos lleve a las zarzas a veces. Cosas que por pequeñas, no dejan de llenarlo todo.

Por último, a una voz que se instaló hace tiempo en mi cabeza (me lo habían advertido y no lo creí: investigar conlleva en ocasiones perder el juicio). La voz sabe de mapas de estrellas fugaces para guiar las horas a la deriva. Recuerdo desde el principio su eco espantando mi miedo, mostrándome Ítaca cada vez que insistía en ser miope, atándome al mástil. Su compañía sin condiciones conoce siempre el tono justo para doblegarme a su mantra implacable, que arde en mis oídos y me traspasa. Tan sencillo, tan valioso, tantas veces olvidado. Y nunca suficientemente agradecido:

"es bonito lo que haces".



Inhibición de retorno en tarefas de sinalización espacial e non espacial. Padróns neurocognitivos en función da localización dos estímulos no campo visual

RESUMO

A inhibición de retorno (IOR) maniféstase como un retardo das respostas ante estímulos presentados nunha localización previamente sinalada dentro dun intervalo de 250 ms ou superior. A repetición de características non espaciais pode producir un efecto similar, aínda que está en debate se ambos efectos poden considerarse IOR. Estes efectos estudáronse normalmente presentando os estímulos sobre o eixe horizontal do campo visual, o que pode ter efectos asociados (efecto Simon) que interferirían na observación da IOR. Na presente tese, analizamos os correlatos condutuais e de potenciais evocados (PE) da sinalización espacial e non espacial empregando catro tarefas de discriminación nas que se manipulou a disposición dos estímulos sobre o eixe vertical e horizontal. Os resultados amosaron un efecto condutual da sinalización espacial (IOR), pero non da non espacial. Os efectos da disposición dos estímulos foron significativos, observándose asimetrías entre os hemicampos visuais coa disposición vertical e o efecto Simon coa horizontal, aínda que non se atoparon interaccións coa sinalización nos tempos de resposta. Os PE amosaron que coa presentación vertical, a IOR acompañouse de variacións de amplitude na fase de ascenso a P3, observándose una negatividade diferencial (Nd) no hemicampo inferior, relacionada cunha refocalización da atención cara os estímulos sinalados, e nunha positividade diferencial (Pd) no hemicampo superior, relacionada cunha maior avaliación dos estímulos sinalizados. Na tarefa horizontal non se observaron estas ondas diferenciais. As ondas N1 e P3 (non relacionadas propiamente coa IOR) amosaron diferenzas debidas a sinalización e a compatibilidade E-R. Os presentes resultados confirman que posiblemente as ondas diferenciais Nd e Pd sexan os únicos PE visuais que se poden considerar correlatos neurais da IOR, e demostran que a disposición dos estímulos pode afectar á observación da IOR.

PALABRAS CHAVE

Inhibición de retorno (IOR); potenciais evocados; atención visual; asimetrías visuais; efecto Simon.

Inhibición de retorno en tareas de señalización espacial y no espacial. Patrones neurocognitivos en función de la localización de los estímulos en el campo visual

RESUMEN

La inhibición de retorno (IOR) se manifiesta como un retardo de las respuestas ante estímulos presentados en una localización previamente señalada dentro de un intervalo de 250 ms o superior. La repetición de características no espaciales puede producir un efecto similar, aunque se debate si ambos efectos pueden considerarse IOR. Estos efectos se han estudiado normalmente presentando los estímulos sobre el eje horizontal del campo visual, lo que conlleva efectos asociados (efecto Simon) que podrían interferir en la observación de la IOR. En la presente tesis, analizamos los correlatos conductuales y de potenciales evocados (PE) de la señalización espacial y no espacial empleando cuatro tareas de discriminación en las que se manipuló la disposición de los estímulos sobre el eje vertical y horizontal. Los resultados mostraron un efecto conductual de la señalización espacial (IOR), pero no de la no espacial. Los efectos de la disposición de los estímulos fueron significativos, observándose asimetrías entre los hemisferios visuales con la disposición vertical y efecto Simon con la horizontal, aunque no se encontraron interacciones con la señalización en los tiempos de respuesta. Los PE mostraron que con la presentación vertical, la IOR se acompañó de una negatividad diferencial (Nd) en el hemisferio inferior, relacionada con una refocalización de la atención hacia los estímulos señalizados, y de una positividad diferencial (Pd) en el hemisferio superior, relacionada con una mayor evaluación de los estímulos señalizados. En la tarea horizontal no se observaron estas ondas diferenciales. Las ondas N1 y P3 (no relacionadas propiamente con la IOR) mostraron diferencias debidas a la señalización y a la compatibilidad E-R. Estos resultados confirman que posiblemente las ondas diferenciales Nd y Pd sean los PE visuales que constituyan correlatos neurales de la IOR, y demuestran que la disposición de los estímulos puede afectar a la observación de la IOR.

PALABRAS CLAVE

Inhibición de retorno (IOR); potenciales evocados; atención visual; asimetrías visuales; efecto Simon.

Inhibition of return in spatial and non spatial cueing tasks. Neurocognitive patterns related to the stimuli location in the visual field

ABSTRACT

The inhibition of return (IOR) consists in a delay in responses to stimuli presented in a previously cued location within 250 or more ms. The repetition of non-spatial features can produce a similar effect, although it is still under debate whether spatial and non-spatial effects can be considered IOR. In cueing tasks stimuli have been often presented over the horizontal axis of the visual field, which has associated effects that could interfere with the IOR observation (Simon effect). In this thesis we have studied the behavioural and ERP correlates of spatial and non-spatial cueing employing four discrimination tasks in which we manipulated the presentation of stimuli along the vertical and horizontal axis. The results showed the behavioural effect of spatial cueing (IOR), but not the non-spatial effect. The effects of the stimuli arrangement were significant. Asymmetries between visual hemifields were observed in vertical tasks, while the Simon effect was observed in the horizontal one, although no interactions with cueing was found on response times. On the contrary, event-related potentials showed differences depending on stimuli arrangement. With vertical displays, IOR was accompanied by a differential negativity (Nd) in the lower hemifield, related to the refocusing of attention onto the cued stimuli, and a differential positivity (Pd) in the upper hemifield, related to an extra evaluation of the cued stimuli. In the horizontal task such differential waves were not observed, although the N1 and P3 waves (not directly related to IOR) showed differences due to cueing and S-R compatibility. The present results confirm that possibly differential waves Nd and Pd can be considered neural correlates of IOR, and demonstrate that the arrangement of stimuli can affect the observation of the IOR.

KEYWORDS

Inhibition of Return (IOR); event-related potentials; visual attention; visual asymmetries; Simon effect.



ÍNDICE

1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 DEFINICIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LA IOR	3
1.2 IOR ESPACIAL	6
1.2.1 Tareas de detección	6
1.2.2 Tareas de discriminación	7
1.3 IOR NO ESPACIAL	10
1.3.1 Tareas de detección	10
1.3.2 Tareas de discriminación	11
1.4 RESUMEN DE LOS RESULTADOS DE ESTUDIOS CONDUCTUALES	13
1.5 TEORÍAS EXPLICATIVAS DE LA IOR	14
1.5.1 Hipótesis de la reorientación atencional	14
1.5.2 Hipótesis del cambio de criterio	16
1.5.3 IOR como momento atencional	16
1.5.4 IOR como habituación de la respuesta de orientación	17
1.5.5 IOR como coste de detección (modelo trifactorial)	18
1.6 BASES NEURALES DE LA IOR	20
1.6.1 Estudios neurofuncionales	20
1.6.1.1 IOR espacial	20
1.6.1.2 IOR no espacial	26
1.6.2 Estudio de la IOR mediante PE	27
1.6.2.1 P1	28
1.6.2.2 N1	30
1.6.2.3. P3	32
1.6.2.4 Ondas Diferenciales	33
1.7 IOR y asimetrías visuales verticales	35
1.8 IOR y compatibilidad espacial estímulo-respuesta (efecto Simon)	36
2 PLANTEAMIENTO Y OBJETIVOS	53
3 MÉTODO	55
3.1 Muestra	55
3.2. Equipos y material	55

3.3 ESTÍMULOS Y PROCEDIMIENTO	56
3.3.1 Tarea-base: vertical de discriminación del color	56
3.3.2 Tarea vertical de discriminación de la localización	57
3.3.3 Tarea vertical de discriminación del color con CTOA de 700 ms	57
3.3.4 Tarea horizontal de discriminación del color	58
3.4 ANÁLISIS DE DATOS	59
3.4.1 Datos de ejecución conductual	59
3.4.2. Datos electrofisiológicos. Potenciales Evocados	60
4 RESULTADOS	63
4.1 TAREAS VERTICALES	63
4.1.1 Tarea-base: vertical de discriminación del color	63
4.1.1.1 Ejecución conductual	63
4.1.1.2 Potenciales evocados	64
4.1.1.2.1 Efectos de la señalización de la localización (LOCN – LNCN)	66
4.1.1.2.2 Efectos de la señalización del color (LNCO – LNCN)	69
4.1.1.2.3 Efectos de la señalización de la localización y del color (LOCO – LNCN)	69
4.1.1.3 Resumen parcial	72
4.1.2 Tarea vertical de discriminación de la localización	72
4.1.2.1 Ejecución conductual	72
4.1.2.2 Potenciales Evocados	73
4.1.2.2.1. Efectos de la señalización de la localización (LOCN – LNCN)	74
4.1.2.2.2 Efectos de la señalización del color (LNCO – LNCN)	77
4.1.2.2.3 Efectos de la señalización de la localización y del color (LOCO – LNCN)	77
4.1.2.3 Resumen parcial	79
4.1.3 Tarea vertical de discriminación del color con CTOA de 700 ms	79
4.1.3.1 Ejecución conductual	79
4.2 TAREA HORIZONTAL DE DISCRIMINACIÓN DEL COLOR	80
4.2.1 Ejecución conductual	80
4.2.2 Potenciales Evocados	82
4.2.2.1 Efectos de la señalización de la localización (LOCN – LNCN)	83
4.2.2.2 Efectos de la señalización del color (LNCO – LNCN)	84
4.2.2.3 Efectos de la señalización de la localización y del color (LOCO – LNCN)	85
4.2.2.4 Resumen parcial	85
4.3 RESUMEN GENERAL	86
4.3.1. Ejecución conductual	86

4.3.2. Potenciales evocados	87
5 DISCUSIÓN	89
5.1 EFECTOS DE LA SEÑALIZACIÓN	90
5.1.1 Efectos conductuales	90
5.1.1.1 Señalización de la localización	90
5.1.1.2 Señalización del color	91
5.1.1.3 Señalización de la localización y del color	94
5.1.2 Efectos sobre los PE	96
5.1.2.1 Efectos sobre P1	97
5.1.2.2 Efectos sobre N1	100
5.1.2.2.1 <i>Efectos de la señalización de la localización</i>	100
5.1.2.2.2 <i>Efectos de la señalización del color</i>	105
5.1.2.2.3 <i>Efecto de la señalización de la localización y del color</i>	105
5.1.2.3 Efectos sobre P3	106
5.1.2.3.1 <i>Efectos de la señalización de la localización</i>	106
5.1.2.3.2 <i>Efectos de la señalización del color</i>	108
5.1.2.3.3 <i>Efectos de la señalización de la localización y del color</i>	108
5.1.2.4 Efectos sobre las ondas diferenciales (Nd/Pd)	109
5.1.2.4.1 <i>Efectos de la señalización de la localización</i>	110
5.1.2.4.2 <i>Efectos de la señalización del color</i>	116
5.1.2.4.3 <i>Efectos de la señalización de la localización y del color</i>	117
5.2 EFECTOS DEL HEMICAMPO VISUAL Y SEÑALIZACIÓN	119
5.2.1 Efectos conductuales	119
5.2.2. Efectos sobre los PE	120
5.3 EFECTO DE LA COMPATIBILIDAD ESPACIAL E-R (EFECTO SIMON) Y SEÑALIZACIÓN	123
5.3.1 Efectos conductuales	123
5.3.2. Efectos sobre los PE	124
6 CONCLUSIONES GENERALES	129
7 CONSIDERACIONES FINALES Y PROPUESTAS PARA FUTURAS INVESTIGACIONES	133
8 REFERENCIAS	137
9 ANEXOS	155



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Relación de estudios de señalización que han empleado registro y análisis de PE ante el <i>target</i> . Sin no se indica lo contrario, en los experimentos no se emplean ensayos <i>catch</i> , se pide mantener la fijación ocular central y la señalización es periférica y no predictiva. En los resultados conductuales se ofrece la diferencia de TR entre los ensayos señalizados y no señalizados (con valores negativos para la facilitación y positivos para la IOR)	39
Tabla 2. Tarea vertical de discriminación del color: valores medios de TR en ms y porcentaje de errores (% Error), con su error típico (ET), para los niveles del factor señalización, VF y de la interacción entre ambos	64
Tabla 3. Tarea vertical de discriminación del color. Hemicampo visual, segmentos temporales y electrodos seleccionados a partir de los análisis preliminares para los posteriores ANOVA de medidas repetidas	65
Tabla 4. Tarea vertical de discriminación de la localización: valores medios de TR en ms y porcentaje de errores (% Error), con su error típico (ET), para los niveles del factor señalización, VF y de la interacción de ambos	73
Tabla 5. Tarea vertical de discriminación de la localización. Hemicampo visual, segmentos temporales y electrodos seleccionados a partir de los análisis preliminares para los posteriores ANOVA de medidas repetidas	74
Tabla 6. Tarea vertical de discriminación de color con CTOA de 700 ms: valores medios de TR en ms y porcentaje de errores (% Error), con su error típico (ET), para	

los niveles del factor señalización, VF y de la interacción de ambos	79
--	----

Tabla 7. Tarea horizontal de discriminación de color: valores medios de TR en ms y porcentaje de errores (% Error), con su error típico (ET), para los niveles del factor señalización, compatibilidad E-R y de la interacción de ambos	81
--	----

Tabla 8. Tarea horizontal de discriminación del color. Condición de compatibilidad E-R, segmentos temporales y electrodos seleccionados a partir de los análisis preliminares para los posteriores ANOVA de medidas repetidas	82
--	----



ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ejemplo de dos ensayos de una tarea de orientación visuoespacial siguiendo el paradigma de costes y beneficios. En el esquema de la izquierda se presenta un ensayo con señalización exógena resaltando uno de los marcos donde se puede presentar el *target*; a la derecha se presenta un ensayo con señalización endógena, en el que el *cue*, en forma de indicador de dirección, se presenta sobre el punto de fijación, señalando uno de los marcos en los que puede aparecer el *target*. En ambos casos se está representando un ensayo válido 4

Figura 2. En este gráfico se recogen datos de 27 artículos en los que se emplean tareas de detección. En el eje vertical se representan las medias del efecto de la señalización sobre el TR (ms); en el eje horizontal se representa la distancia al valor del CTOA. Se puede ver como a partir de 300 ms aparecen efectos inhibitorios en los TR, disminuyendo gradualmente al incrementarse el CTOA. De Samuel y Kat (2003) 7

Figura 3. Extraído de Hu y Samuel (2011). En el cuadro superior se muestran los resultados (TR) de las tareas de discriminación no espacial (forma y color) y en el inferior los de las tareas de detección. La IOR espacial aparece antes en las tareas de detección (CTOA de 350 ms), mientras que en las de discriminación el efecto aparece posteriormente (CTOA de 800 ms). En las medias de los RT se compilaron las condiciones de señalización no espacial (señalizado y no señalado) en cada condición de señalización espacial mostradas en el gráfico 9

Figura 4. A. Efecto de la IOR no espacial empleando la tarea de detección (FRIE: *feature repetition inhibition effect*), en Hu et al. (2013). En este experimento sólo se encontraron efectos de IOR no espacial cuando la localización también estaba

señalizada, de modo que los resultados que se presentan son la diferencia de medias de las condiciones "color repetido" - "color nuevo" en los ensayos de "localización repetida". Los resultados están separados en función de la complejidad del diseño empleado: los diseños complejos (resultados en rojo), fueron aquellos en los que los estímulos pudieron aparecer en 6 u 8 localizaciones posibles; en los diseños sencillos (resultados en azul), los estímulos se presentaban en 2 o 4 localizaciones. **B.** Efecto de la señalización espacial y no espacial en el experimento de Chen et al. (2010) (CTOA 650/750/850 ms). A la izquierda se presentan los resultados en la tarea de localización, donde no se halló IOR no espacial, pero sí IOR espacial. A la derecha se muestran los datos para la tarea de discriminación del color, donde además de la IOR espacial, se encontró IOR no espacial, pero sólo cuando el color se repitió en una localización nueva (LN: location new; LO: location old; CN: color new; CO: color old) 12

Figura 5. Esquema de las tareas verticales de discriminación del color y de la localización, con un ejemplo de cada una de las cuatro posibilidades de combinación de los estímulos: (a) LNCN: *cue* y *target* no comparten ninguna característica (ni color ni localización); (b) LOCN: los estímulos comparten la misma localización, pero no el color; (c) LNCO: el *target* es del mismo color que el *cue*, pero aparece en diferente localización; (d) LOCO: tanto el color como la localización del *target* son los mismos que los del *cue*. Al lado de cada evento del ensayo LOCO se muestra su duración 57

Figura 6. Esquema de la tarea vertical de discriminación del color con CTOA de 700 ms en un ensayo de condición LOCO (*cue* y *target* comparten color y localización). Al lado de cada evento del ensayo se muestra su duración 58

Figura 7. Esquema de la tarea horizontal de discriminación del color, mostrando un ejemplo de cada una de las posibilidades de combinación del factor de Señalización: (a) LNCN: *cue* y *target* no comparten ninguna característica (ni color ni localización); (b) LOCN: los estímulos comparten la misma localización, pero no el color; (c) LNCO: el *target* es del mismo color que el *cue*, pero aparece en diferente localización; (d) LOCO:

tanto el color como la localización del *target* son los mismos que los del *cue*. Al lado de cada evento del ensayo LOCO se muestra su duración

59

Figura 8. Tarea vertical de discriminación del color: diferencias LOCN - LNCN en el rango de latencia de N1 en cada hemisferio visual. A la izquierda se muestran ampliados los segmentos de las ondas en los electrodos con mayor diferencia entre las condiciones LOCN y LNCN. Los intervalos temporales donde se encontraron diferencias significativas están sombreados en gris. A la derecha se muestran los mapas de voltaje que corresponden a los intervalos sombreados

67

Figura 9. Tarea vertical de discriminación del color: diferencias LOCN - LNCN en el rango de latencia de la fase de ascenso a P3. A la izquierda, se muestran los segmentos ampliados de las ondas diferenciales en los electrodos donde se registró la máxima diferencia entre condiciones, debajo de los cuales están las ondas de sustracción, Pd (UVF) y Nd (LVF). Los segmentos temporales donde las diferencias fueron significativas están sombreados. A la derecha se presentan los mapas de voltaje correspondientes a las diferencias sombreadas

68

Figura 10. Tarea vertical de discriminación del color. Diferencias LNCO - LNCN en el rango de P3 para el hemisferio superior. A la izquierda se muestra el trazado de las ondas en el electrodo donde se observaron las mayores diferencias entre condiciones, con el rango de latencia donde fueron significativas sombreado en gris. A la derecha se muestra el mapa de voltaje correspondiente al rango sombreado

69

Figura 11. Tarea vertical de discriminación del color: diferencias LOCO - LNCN en el rango de latencia de N1 en cada hemisferio visual. A la izquierda se muestran ampliados los segmentos de las ondas en los electrodos con mayor diferencia entre las condiciones LOCO y LNCN. Los intervalos temporales donde se encontraron diferencias significativas están sombreados en gris. A la derecha se muestran los mapas de voltaje

que corresponden a los intervalos sombreados de N1	70
--	----

<p>Figura 12. Tarea vertical de discriminación del color: diferencias LOCO - LNCN en el rango de latencia de la fase de ascenso a P3. A la izquierda, se muestran los segmentos ampliados de las ondas diferenciales en los electrodos donde se registró la máxima diferencia entre condiciones, debajo de los cuales están las ondas de sustracción, Pd (UVF) y Nd (LVF). Los segmentos temporales donde las diferencias fueron significativas están sombreados. A la derecha se presentan los mapas de voltaje correspondientes a las diferencias sombreadas</p>	71
---	----

<p>Figura 13. Tarea vertical de discriminación de la localización: diferencias LOCN - LNCN en el rango de latencia de N1 en cada hemisferio visual. A la izquierda se muestran ampliados los segmentos de las ondas en los electrodos con mayor diferencia entre las condiciones LOCN y LNCN. Los intervalos temporales donde se encontraron diferencias significativas están sombreados en gris. A la derecha se muestran los mapas de voltaje que corresponden a los intervalos sombreados</p>	75
---	----

<p>Figura 14. Tarea vertical de discriminación de la localización: diferencias LOCN - LNCN en el rango de latencia de la fase de ascenso a P3 en cada hemisferio visual. Se muestran a la izquierda los segmentos de PE ampliados en los electrodos donde se encontraron las máximas diferencias entre condiciones, y debajo se presenta la onda de sustracción (Pd). Los rangos temporales donde se encontraron diferencias significativas están sombreados en gris. A la derecha se muestran los mapas de voltaje que corresponden con los segmentos sombreados de su izquierda</p>	76
--	----

<p>Figura 15. Tarea vertical de discriminación de la localización: diferencias LOCN - LNCN en el rango de P3 en el hemisferio visual superior. A la izquierda se muestra el trazado de las ondas en el electrodo donde se observaron las mayores diferencias entre condiciones, con el rango de latencia donde fueron significativas sombreado en gris. A la</p>	
---	--

derecha se muestra el mapa de voltaje correspondiente al rango sombreado 77

Figura 16. Tarea vertical de discriminación de la localización: diferencias LOCO - LNCN en el rango de latencia de la fase de ascenso a P3 en cada hemisferio visual. A la izquierda, se muestran los trazados ampliados en los electrodos donde se registró la máxima diferencia entre condiciones, debajo de los cuales están las ondas de sustracción, Pd (UVF) y Nd (LVF). Los segmentos temporales donde las diferencias fueron significativas están sombreados. A la derecha se presentan los mapas de voltaje correspondientes a las diferencias sombreadas 78

Figura 17. Tarea horizontal de discriminación del color: diferencias LOCN - LNCN en el rango de latencia de N1. A la izquierda se muestran ampliados los segmentos de las ondas en los electrodos con mayor diferencia entre las condiciones de señalización, separados en función de la compatibilidad (COM) / incompatibilidad (INC) estímulo-respuesta. En la parte superior se muestran los resultados para la condición incompatible y en la inferior para la compatible. Los intervalos temporales donde se encontraron diferencias significativas entre LOCN y LNCN están sombreados en gris. En la columna de la derecha se muestran los mapas de voltaje que corresponden a los intervalos sombreados 84

Figura 18. Tarea horizontal de discriminación del color. Diferencias LNCO - LNCN en el rango de P3 para la condición de incompatibilidad estímulo-respuesta (INC). A la izquierda se muestra el trazado de las ondas en el electrodo donde se observaron las mayores diferencias entre condiciones, sombreado en gris el rango de latencia donde fueron significativas. A la derecha se muestra el mapa de voltaje en el rango sombreado 85

Figura 19. Tarea horizontal de discriminación del color: diferencias LOCO - LNCN en el rango de N1 en la condición de incompatibilidad estímulo-respuesta (INC). A la izquierda se muestra el trazado de las ondas en el electrodo donde se observaron las

mayores diferencias entre condiciones, sombreado en gris el rango de latencia donde fueron significativas. A la derecha se muestra el mapa de voltaje en el rango sombreado 85

Figura 20. Diferencias de TR de las condiciones de señalización (LNCO, LOCN, LOCO) con respecto a la condición sin señalizar (LNCN) en cada tarea 87







1 INTRODUCCIÓN

La aparición de una señal (*cue*) no informativa¹ en la periferia del campo visual atrae nuestra atención de forma automática. Si tras un intervalo breve (menor de 200-300 ms) aparece un estímulo objetivo (*target*) en la misma localización, los tiempos de reacción (TR) serán menores ante él que ante un *target* presentado en una localización diferente. Sin embargo, si el tiempo entre el *cue* y el *target* es mayor, los TR serán más lentos. Este efecto, descrito por primera vez por Posner y Cohen en 1984, se explicó como un mecanismo que previene la focalización de la atención y el procesamiento de la información cuando ésta se presenta en localizaciones ya exploradas, optimizando así la orientación del sistema visual hacia la novedad (Posner y Cohen, 1984). Acorde a esta interpretación, se le denominó “inhibición de retorno” (*inhibition of return*, IOR; Posner, Rafal, Choate y Vaughan, 1985). Desde su descubrimiento, la IOR ha sido observada en una amplia variedad de situaciones experimentales, principalmente en la modalidad visual, pero también en la auditiva (e.g. Reuter-Lorenz y Rosenquist, 1996; Schmidt, 1996) y en la táctil (Tassinari y Camapara, 1996), e incluso cuando el *cue* y el *target* pertenecen a diferentes modalidades sensoriales (Spence, Lloyd, McGlone, Nicholls y Driver, 2000). Aunque la IOR se estudió originalmente empleando la tarea de señalización espacial, también se han descrito efectos similares (i.e. mayores TR) ante la repetición de alguna característica no espacial del *cue* y del *target*, tales como el color, la forma o el contenido semántico. Estos efectos se han denominado generalmente IOR no espacial, (ver por ejemplo, Chen, Fuentes y Zhou, 2010; Fuentes, Vivas y Humphreys, 1999; Hu, Samuel y Chan, 2011) si bien su naturaleza y su relación con la IOR se encuentran todavía en discusión.

La presencia extendida de estos efectos de ralentización de los TR, sobre todo de los asociados a la señalización espacial, sugiere que los mecanismos que subyacen a la IOR son importantes para la selección de la información. Esto ha llevado a desarrollar líneas de investigación desde diferentes aproximaciones experimentales, que han hecho hincapié tanto en la descripción del fenómeno como en los mecanismos de procesamiento de la información que podrían estar involucrados en el mismo: sensoriales/perceptivos, de atención, de memoria y motores (para una revisión, ver Klein, 2000). Además, desde un punto de vista práctico, la medición de la IOR permitiría explorar el correcto desarrollo de los sistemas de atención durante las diferentes fases del ciclo vital, desde la infancia hasta la vejez (p. ej. Langley, Fuentes, Vivas y Saville, 2007) y su afectación cuando el sistema nervioso está dañado o cuando presenta ciertas patologías, como la esquizofrenia o el Alzheimer (por ejemplo Mushquash, Fawcett y Klein, 2012; Langley, Fuentes, Hochhalter, Brandt y Overmier, 2001). Así mismo, conocer los procesos mediante los cuales un individuo escruta el entorno y

¹En este caso, una señal no informativa es aquella que no aporta información sobre la localización del estímulo objetivo.

selecciona las unidades de información importantes podría ser clave para el desarrollo de modelos computacionales de la atención (Itti y Koch, 2001) o para la gestión de la información que se presenta en ciertos contextos, como el diseño de mapas (Lloyd, 2005) o la robótica (McBride, Hulse y Lee, 2013).

Como se expone en los siguientes apartados, el sustrato neural y el significado funcional de la IOR están todavía en debate. La evidencia actual indica que la IOR puede surgir de la combinación de los efectos sobre procesos perceptivos y de atención (Handy, Jha y Mangun, 1999; McDonald, Ward y Kiehl, 1999; Prime, Visser y Ward, 2006, Prime y Ward, 2004, 2006), sobre procesos de selección y preparación de respuesta (Amenedo, Gutiérrez-Domínguez, Mateos-Ruger y Pazo-Álvarez, 2014; Ivanoff y Klein, 2001, 2006; Pastötter, Hanslmayr y Bäuml, 2008) o procesos oculomotores (Ro, Farnè y Chang, 2003)². Dado que la evidencia experimental sugiere la participación de varios mecanismos, se ha propuesto que la IOR surge de múltiples procesos (Kingstone y Pratt, 1999).

A pesar de la probable implicación de varios procesos en la generación de la IOR, una razón para la actual incertidumbre sobre su origen podría estar relacionada con las diferentes variables experimentales que afectan a la presencia, curso temporal y magnitud de la IOR (Klein, 2000). En este sentido, el diseño que ha sido usado más extensamente ha sido el paradigma de señalización espacial (*cue-target*) en la modalidad visual (Posner, 1980), incluyendo una amplia variedad de tareas de detección y discriminación, tanto de localización como de identidad (para una revisión, ver Klein, 2000). Además de este diseño, se han empleado otros paradigmas en este contexto, aunque con menor frecuencia, destacando entre ellos el paradigma de búsqueda visual (Klein, 1988; Klein y MacIness, 1999).

Otro factor que podría subyacer a la falta de certeza sobre el origen y función de la IOR es la disposición de los estímulos en el campo visual. La presentación de los estímulos en el eje horizontal ha sido una de las más habituales en este contexto (e.g. Fuchs and Ansorge, 2012; Taylor and Klein, 1998; Wascher and Tipper, 2004). Sin embargo, esta disposición podría conllevar una interacción de los efectos de la IOR con otros debidos a la relación espacial entre el *target* y la mano de respuesta (compatibilidad espacial estímulo-respuesta). La disposición vertical de los estímulos solventa en gran medida este problema, si bien trae asociados otro tipo de efectos que pueden afectar al estudio de la IOR. Hoy día es bien conocido que existen asimetrías verticales en el procesamiento de estímulos dependientes del campo visual en el que se presentan (para una revisión reciente ver Karim and Kojima, 2010). Así, en el contexto de la investigación con medidas conductuales, normalmente se observan mejores ejecuciones ante estímulos presentados en el hemisferio visual inferior (Danckert y Goodale, 2001; Levine y McAnany, 2005; McAnany y Levine, 2007), mayor sensibilidad al contraste (Cameron, Tai y Carrasco, 2002; Carrasco, Talgar y Cameron, 2001), mayor resolución espacial (Carrasco, Williams y Yeshurun, 2002; Rezec y Dobkins, 2004), mejor resolución atencional (He, Cavanagh e Intriligator, 1996), mayor orientación (Raymond, 1994) y mejor discriminación del color (Levine y McAnany, 2005). Por otra parte, estudios neurocientíficos han observado que en el hemisferio visual inferior se registran mayores amplitudes de los potenciales evocados visuales (Fioretto, Gandolfo, Orione, Fatone, Rela et al., 1995) y mayor activación en áreas corticales occipitales (Portin, Vanni, Virsu y Hari,

² En este contexto, Taylor y Klein (2000) propusieron dos formas de IOR mutuamente excluyentes, que dependen esencialmente de si se permite al observador producir movimientos oculares durante la realización de la tarea. Si el sistema oculomotor está activado (se permiten movimientos oculares) encontraríamos la IOR relacionada con procesos motores; si el sistema es suprimido, encontraríamos la forma perceptiva/atencional de la IOR.

1999) ante estimulación con inversión de damero. Asimismo, se han observado mayores amplitudes del potencial de disparidad visual (*visual mismatch negativity*, *vMMN*) ante cambios en el color (Czigler, Balazs y Pato, 2004) y en la dirección del movimiento (Amenedo, Pazo-Álvarez y Cadaveira, 2007).

Tomando en consideración lo expuesto hasta ahora, el propósito de la presente tesis es explorar los correlatos neurocognitivos (ejecución conductual y potenciales evocados, PE) de los efectos de la señalización espacial y no espacial cuando intervienen variables que se ha observado que pueden influir en ellos, y que están relacionadas esencialmente con la configuración estimular. Para ello, empleando una tarea de señalización periférica no informativa, se manipuló la disposición de los estímulos en el campo visual (horizontal vs. vertical) para examinar las diferencias en los patrones neurocognitivos bajo los efectos de la señalización en función de la posible interacción de ésta con la compatibilidad espacial estímulo-respuesta (disposición horizontal), y con las asimetrías en el campo visual (disposición vertical).

1.1 DEFINICIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LA IOR

En la investigación sobre la orientación de la atención, se han diferenciado generalmente dos formas de orientación diferentes: una es involuntaria y desencadenada por estímulos externos (*bottom-up*), y otra es voluntaria y relacionada con las expectativas de los sujetos en función de las instrucciones de la tarea (*top-down*). Estas dos formas de orientación de la atención se han investigado tradicionalmente, dentro del paradigma de costes y beneficios, con la tarea de señalización visuoespacial de Posner (Posner, 1980, ver Figura 1), dado que permite su estudio con simples manipulaciones experimentales.

Fundamentalmente, la base de este diseño consiste en la presentación de un *target* que es precedido por la aparición de un *cue*. La función del *cue* es dirigir la atención del sujeto hacia una de las ubicaciones donde puede aparecer el *target*. Por sus características, se diferencia entre un *cue* periférico, constituido por un estímulo que se presenta en una de las localizaciones en la que puede aparecer el *target* (como por ejemplo un cambio de luminancia, un parpadeo o la presentación de un estímulo); o una señal central, basada principalmente en estímulos presentados en posiciones centrales, sobre la cruz de fijación o próximos a ella, de forma que predicen la localización del *target* generando expectativas que guían la atención del sujeto (como flechas o cualquier otro indicador de dirección). Las señales periféricas producen generalmente orientación exógena, ya que la atención es atraída por un estímulo que aparece en un punto impredecible del campo visual, estando más determinada por la propia saliencia del mismo. Por el contrario, las señales centrales se asocian a una orientación endógena de la atención, que selecciona los estímulos y características del entorno de forma controlada y en función de la información contenida en la señal (ver Desimone y Duncan, 1995; Funes, Lupiáñez y Milliken, 2005, para una revisión). Los dos tipos de señalización han constituido una herramienta útil para evaluar la orientación endógena y exógena de la atención, relacionadas tradicionalmente con dos sistemas atencionales parcialmente solapados pero separados, vinculados con las redes frontoparietales (dorsal y ventral) de la atención (Chica, Bartolomeo y Lupiáñez, 2013; Rosen, Rao, Caffarra, Scaglioni, Bobholz, et al., 1999).

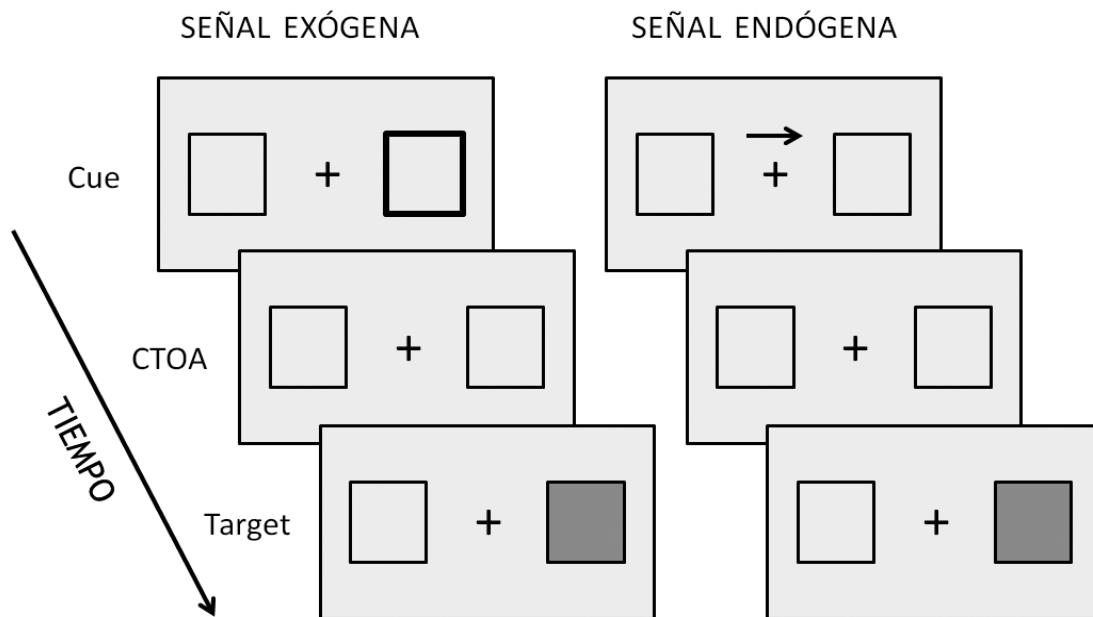


Figura 1. Ejemplo de dos ensayos de una tarea de orientación visuoespacial siguiendo el paradigma de costes y beneficios. En el esquema de la izquierda se presenta un ensayo con señalización exógena resaltando uno de los marcos donde se puede presentar el *target*; a la derecha se presenta un ensayo con señalización endógena, en el que el *cue*, en forma de indicador de dirección, se presenta sobre el punto de fijación, señalando uno de los marcos en los que puede aparecer el *target*. En ambos casos se está representando un ensayo válido.

Se han observado ciertas diferencias en el curso temporal de la orientación endógena y exógena mediante la manipulación del tiempo entre *cue* y *target* (*cue-target onset asynchrony*, CTOA). En general, la orientación endógena se asocia a una reducción de los TR y a mejoras en la precisión de la ejecución ante *targets* señalizados con un CTOA incluso superior a 1 s (para una revisión, ver Klein, 2004). Sin embargo, la orientación exógena se asocia a esta facilitación de la ejecución con un CTOA de hasta aproximadamente 200-300 ms. Con los CTOA superiores normalmente se observan mayores TR ante *targets* señalizados, con un patrón opuesto al de facilitación (ver Klein, 2000; Lupiáñez, Klein y Bartolomeo, 2006). Este efecto, observado por primera vez por Posner y Cohen (1984) se denominó posteriormente *inhibición de retorno* (*inhibition of return*, IOR, Posner, Rafal, Choate y Vaughan, 1985). Como ya se ha dicho, se ha propuesto que la función de la IOR es optimizar la selección de la información en el medio para que se oriente la atención hacia la novedad (Posner y Cohen, 1984). La IOR disminuiría la probabilidad de volver sobre estímulos ya examinados y, por consiguiente, estaría favoreciendo la exploración de nuevos estímulos (Itti y Koch, 2001). En un contexto natural, este efecto se traduciría en la optimización de actividades como la búsqueda de alimento (Klein, 1988). A pesar de que la modalidad visual fue en la primera en la que se encontró IOR, las investigaciones realizadas también han encontrado IOR en otras modalidades sensoriales (ver página 1 de la Introducción).

Como se recoge más arriba, tradicionalmente la generación de la IOR se ha asociado con la orientación exógena de la atención, si bien un campo de estudio en este contexto está relacionado actualmente con la investigación de si la IOR podría observarse bajo condiciones

de orientación endógena de la atención, generalmente más vinculada con procesos de facilitación a estímulos señalizados. En un estudio diseñado para explorar esta posibilidad (Chica y Lupiáñez, 2004), se manipularon ambos tipos de orientación y se encontró que la IOR se genera solamente con pistas que se asocian a una orientación exógena de la atención, siendo este efecto observado independientemente de la orientación endógena (ver también Chica, Lupiáñez y Bartolomeo, 2006; Lupiáñez, Decaix, Siéoff, Chokron, Milliken et al., 2004).

Las tareas de señalización empleadas en el contexto de estudio de la IOR se pueden clasificar, además, en función de las instrucciones de respuesta que se le dan a los participantes. Dentro de las más ampliamente utilizadas se encuentran, por una parte, las tareas de detección, en las que se le pide al sujeto que emita una respuesta cuando detecte la aparición del *target*, independientemente de cuáles sean sus características. Por otra parte, se encuentran las tareas de discriminación, en las que los participantes deben emitir una respuesta diferente en función de la localización del *target* o de algún atributo no espacial (forma, color, orientación, etc.), normalmente presionando un botón distinto para cada posibilidad de respuesta (Maylor, 1985; Tanaka y Shimojo, 1996). Otras variantes empleadas en este contexto son las tareas go/nogo, en las que se pide que se emita una respuesta ante un estímulo o característica y se inhíba ante otro (para un ejemplo, véase Klein y MacInnes, 1999); y las tareas *target-target* (Maylor y Hockey, 1985, 1987), en las que no se presenta *cue*, sino que en una consecución de *targets* es el primero de cada ensayo el que puede aparecer en la misma o diferente localización del segundo, y que están diseñadas para evitar diferencias entre *cue* y *target* debidas a su relevancia para la tarea, tanto en los requisitos de atención como de respuesta asociados a ellos.

Con el objeto de comprobar si la IOR es capaz de guiar la atención hacia la novedad y evitar la vuelta a localizaciones ya atendidas, las tareas de búsqueda visual (Klein, 1988; Klein y MacInnes, 1999; Wang y Klein, 2010) han sido también empleadas con frecuencia en la exploración de la IOR.

Dentro de todas estas tareas, incluida la tarea original de Posner, otra alternativa en el diseño es permitir o no los movimientos oculares. Se ha encontrado IOR tanto en los estudios con movimientos oculares (orientación manifiesta³) como sin movimientos oculares (orientación encubierta) (Posner et al., 1985). La comparativa entre estos dos tipos de tareas ha aportado información referente a los mecanismos inhibidos implicados en la señalización, bien motores, bien perceptivos/atencionales (para un estudio reciente, ver Wang, Satel y Klein, 2012).

Partiendo de la explicación sobre el mecanismo inhibitorio que subyace a la IOR propuesta por Posner y Cohen (1984), es necesario el ‘desenganche’ atencional del *cue* antes de que se presente el *target*, por lo que un estímulo presentado posteriormente en otra localización (normalmente en el centro de la pantalla) reorientaría la atención hacia él y provocaría tal ‘desenganche atencional’. Para evitar la posibilidad de que el foco de atención se encuentre todavía sobre el *cue* cuando se presenta el *target*, algunos estudios sobre IOR incorporaron un estímulo central de reorientación tras el *cue*, y antes de la aparición del

³ Se considera orientación manifiesta (*overt orienting*) la orientación de la atención en la que se realizan movimientos oculares para desplazar el foco de la mirada hacia la posición del *cue* y del *target*, mientras que los cambios en la orientación que se hacen en ausencia de tales movimientos, se consideran relacionados con la orientación encubierta del foco de la atención sin que medie ningún desplazamiento ocular (*covert orientation*) (Posner, 1980).

target. Este estímulo, que no comparte ninguna de las características que definen al *cue* y al *target*, se denomina *cue-back*. Aunque se ha demostrado que se puede observar IOR sin necesidad de este *cue-back*, dado que es posible encontrarla en localizaciones sobre las que está desplegada la atención (Berlucchi, Chelazzi y Tassinari, 2000; Lupiáñez et al., 2004; Lupiáñez, Martín-Arévalo y Chica, 2013), su inclusión en el diseño de las tareas ha resultado decisivo en muchos casos para poder observar IOR conductual (Lupiáñez, Martín-Arévalo y Chica, 2013; Prime et al., 2006).

Como ya se ha señalado, tradicionalmente se han observado efectos de ralentización del TR ante la repetición de características espaciales de *cue* y *target* (IOR), pero también existen referencias a efectos similares ante la repetición de atributos no espaciales (que se han denominado, por analogía, 'IOR no espacial'). A continuación se describen ambos efectos y el estado de su relación con la IOR en el contexto actual de investigación.

1.2 IOR ESPACIAL

Como ya se ha dicho, la IOR espacial se manifiesta conductualmente como un enlentecimiento en el TR ante un *target* cuya localización ha sido previamente señalizada mediante un *cue* periférico (Posner y Cohen, 1984).

En las tareas tradicionalmente usadas para investigar la IOR la señalización tiene lugar sobre localizaciones estáticas, normalmente predeterminadas por marcos de referencia. Se suele solicitar bien la detección del *target* bien la discriminación del mismo basada en alguna característica (su localización, su forma, su color, etc.). Con esta clase de configuraciones, se ha observado que el valor del CTOA a partir del cual se suele encontrar IOR varía en función de las demandas de la tarea. Así, comparando una tarea de detección y una de discriminación se ha mostrado que en las tareas de discriminación se encuentra la IOR con los CTOA más largos (Lupiáñez, Milán, Tomay, Madrid y Tudela, 1997). Por tanto, dado que el curso temporal de la IOR parece depender del tipo de respuesta requerida, se describen a continuación los parámetros de la IOR espacial en función de esta variable.

1.2.1 Tareas de detección

En las tareas de detección generalmente se ha encontrado IOR con valores de CTOA a partir de los 200-300 ms y, de forma estable, hasta los 1600 ms, con una magnitud⁴ en torno a los 20-30 ms (Samuel y Kat, 2003; ver Figura 2), aunque existen algunos estudios que han encontrado IOR en los CTOA más cortos, con manipulaciones experimentales más complejas⁵ (Danziger y Kingstone, 1999; Dodd, Castel y Pratt, 2003; Dodd y Pratt, 2007). Sin embargo, es a partir del rango temporal entre 200 y 300 ms en el que se ha encontrado IOR en la gran mayoría de los estudios (Klein, 2000, Samuel y Kat, 2003).

⁴ Se determina la medida del efecto de la IOR por la diferencia media de TR entre los ensayos con señalización válida e inválida.

⁵ Danziger y Kingstone (1999) encontraron IOR con un CTOA de 50 ms empleando un diseño en el que el *cue* tenía una duración de 200 ms, de modo que estaba presente los primeros 150 ms tras la presentación del *target*. Dodd, Castel y Pratt (2003) y Dodd y Pratt (2007) encontraron IOR con CTOA de 50 ms y 30 ms, respectivamente, empleando un conjunto de 6 posibles localizaciones en las que presentaron cinco *cues* consecutivos para provocar cambios rápidos en la orientación de la atención.

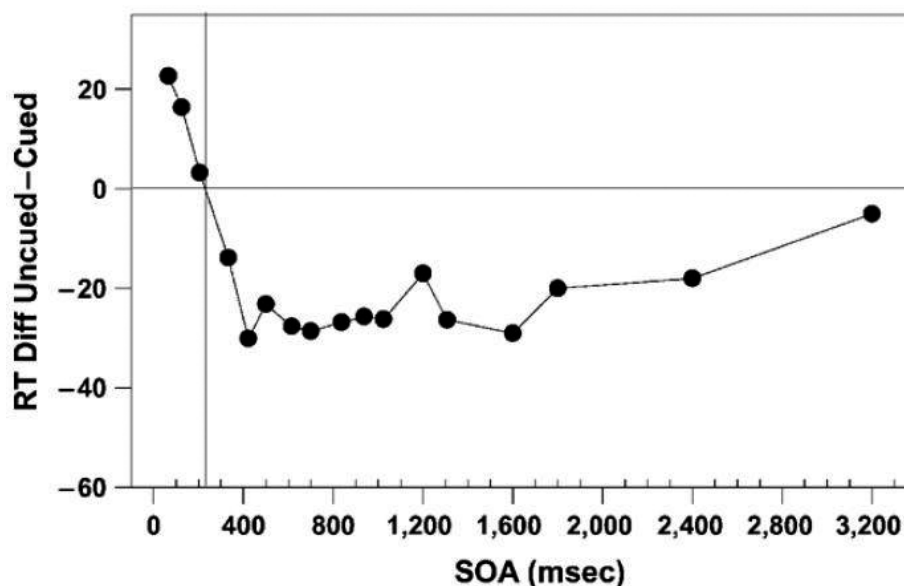


Figura 2. En este gráfico se recogen datos de 27 artículos en los que se emplean tareas de detección. En el eje vertical se representan las medias del efecto de la señalización sobre el TR (ms); en el eje horizontal se representa la distancia el valor del CTOA. Se puede ver como a partir de 300 ms aparecen efectos inhibitorios en los TR, disminuyendo gradualmente al incrementarse el CTOA. De Samuel y Kat (2003).

En cuanto a la duración de la IOR, ésta parece decaer con los CTOA superiores a 3000 ms. A modo de ejemplo, en el experimento propio de Samuel y Kat (2003), en el que emplearon un CTOA desde 600 hasta 4200 ms, se encontró IOR hasta 3000 ms. En otros estudios, los CTOA de 3000 ms también parecieron constituir un límite superior a partir del cual la IOR espacial tendía a desaparecer. Así, Langley et al. (2007), emplearon cuatro niveles de CTOA (desde 950 hasta 4700 ms) en un experimento en el que se comparaban dos grupos de edad (adultos jóvenes y mayores sanos). En ambos grupos, encontraron mayores efectos de IOR en los CTOA cortos, decayendo en los más largos, si bien la IOR comenzaba a manifestarse a CTOAs mayores en el grupo de más edad. Del mismo modo, Hu et al. (2011), comparando 6 CTOA desde 200 hasta 3500 ms, encontraron la aparición de la IOR a partir de los 300 ms, decayendo también en los CTOA más largos. En el experimento 1 de Dodd et al. (2003), en el que se presentaron 5 estímulos consecutivos previos al *target* (más un *cue-back* tras el último *cue*), se encontró un efecto significativo de la IOR en 3000 ms, pero la diferencia entre la magnitud de la IOR en 1000 y en 3000 ms fue notable (27 frente a 11 ms), produciéndose la mayor decaída entre los 1000 y los 2000 ms (27 frente a 15 ms, respectivamente). Puntualmente se ha encontrado IOR con unos CTOA incluso mayores (hasta los 6 s en Dodd y Pratt, 2007), aunque en general, los estudios con los CTOA largos parecen coincidir en valores del CTOA sobre 3000 ms como límite superior.

En resumen, el efecto de la IOR espacial en tareas de detección parece tener una magnitud de entre 20 y 30 ms, apareciendo con unos CTOA a partir de aproximadamente 300 ms y llegando hasta los 3000 ms, más allá de los cuales el efecto decae gradualmente.

1.2.2 Tareas de discriminación

Cuando las instrucciones de ejecución consisten en la discriminación de la localización del *target*, la IOR espacial (la señalización de la localización) parece tener un patrón similar al

encontrado en tareas de detección (ver, sin embargo, Eimer, 1994). En este caso no existen tantos estudios como con tareas de detección, sobre todo empleando valores de CTOA tan prolongados, por lo que no se puede determinar si el punto a partir del cual decae el efecto es o no similar. Así, Tanaka y Shimojo (1996) con un diseño *target-target* con disposición horizontal, y Pratt y Castel (2001) en una réplica del mismo, encontraron un efecto de IOR espacial en todos los intervalos temporales empleados, aunque fue de mayor magnitud en el de 300 ms (de aproximadamente 20 ms) y decayó en el último intervalo (1200 ms). Prime y Ward (2006) encontraron una IOR de 36 ms en una tarea de discriminación de la localización con disposición vertical y *cue-back*. En este caso, el efecto inhibitorio se encontró con independencia del CTOA (con valores de 900 y 1200 ms). Prime et al. (2006), con una tarea horizontal, encontraron también IOR con un CTOA de 800 ms, independientemente en este caso de la presencia o ausencia del *cue-back*. Por su parte, Chen et al. (2010), observaron una IOR de 42 ms con una tarea horizontal con *cue-back* y un CTOA aleatorio de 650/750/850 ms. Por último, Yang, Yao, Ding, Qi y Lei (2012), en una tarea horizontal con un CTOA de 1000 ms, encontraron también un efecto de IOR significativo (11 ms).

Cuando lo que se pide es discriminar el *target* en función de un atributo no espacial, se ha puesto de manifiesto que la IOR espacial (TR ante *targets* presentados en la misma localización que el *cue*) se observa con unos CTOA más largos que en las tareas de detección, de aproximadamente 700 ms o mayores (Lupianez et al., 1997). Por ejemplo, Chen et al. (2010), con un CTOA variable de 650/750/850 ms, obtuvieron una IOR de 26 ms cuando pedían discriminar el color del *target*; Pratt (1995), empleando una tarea de discriminación de la forma, encontró una IOR de 19 ms con un CTOA de 960 ms; Handy et al. (1999), con una tarea de discriminación de la orientación del *target*, observaron una IOR de 33 ms con un CTOA de 960 ms. En todas estas tareas se empleó *cue-back*, a excepción de los ensayos con el CTOA de 170 ms en Handy et al. (1999), donde se encontró un efecto facilitador. Tampoco se encontró ningún efecto de IOR en otra tarea sin *cue-back* (Eimer, 1994), en este caso de discriminación de letras (M/W) y un CTOA de 900 ms. Para comprobar el papel del *cue-back* en la IOR, Prime et al. (2006) emplearon ensayos con y sin *cue-back* en tareas de detección, discriminación espacial y discriminación no espacial con un CTOA de 800 ms. Los autores encontraron que en las tareas de discriminación de características no espaciales, a diferencia de las otras tareas, la presencia del *cue-back* fue crítica para conseguir un efecto significativo de la IOR. Sin embargo, otros experimentos posteriores han prescindido del *cue-back* en su diseño y han encontrando IOR espacial. Así, Hu y Samuel (2011), con una tarea sin *cue-back* pero con unos CTOA más largos y un diseño más complejo⁶, encontraron una tendencia a la facilitación en el CTOA de 200 ms y un efecto significativo de IOR espacial a partir de 700 ms, que perduró hasta los 3500 ms. Langley et al. (2007) comprobaron también este patrón en una tarea de discriminación del color. En los dos grupos de edad comparados en este estudio (jóvenes frente a mayores) se encontró un efecto de IOR espacial de 14 ms de media, que alcanzó mayor valor en el CTOA de 2200 ms (jóvenes), decayendo hasta casi desaparecer en los CTOA posteriores (3450 y 4700 ms). Si bien esto fue observado en el grupo de jóvenes, en el de ancianos esta disminución de la IOR sólo se produjo en los dos CTOA más largos.

Por tanto, se puede extraer la conclusión de que cuando se requiere la discriminación de un atributo no espacial del *target*, la IOR aparece ante mayores valores de CTOA, a partir de

⁶ En Hu y Samuel (2011) se emplearon dos tareas de discriminación, una de forma y otra de color, con unos CTOA de 200, 350, 700, 1500, 2500 y 3500 ms, sin *cue-back*, y con 8 posibles localizaciones de los estímulos distribuidas en círculo en torno a una cruz de fijación central. Dentro de estas localizaciones, se presentaron los estímulos, que podían diferenciarse en la forma o el color.

700 ms como promedio, y se desvanece con los CTOA de 3000-3500 ms. Sin embargo, en este punto hay que señalar que, al contrario de lo que ocurre con las tareas de detección, existen muy pocos estudios sobre el curso temporal de la IOR con este tipo de diseños.

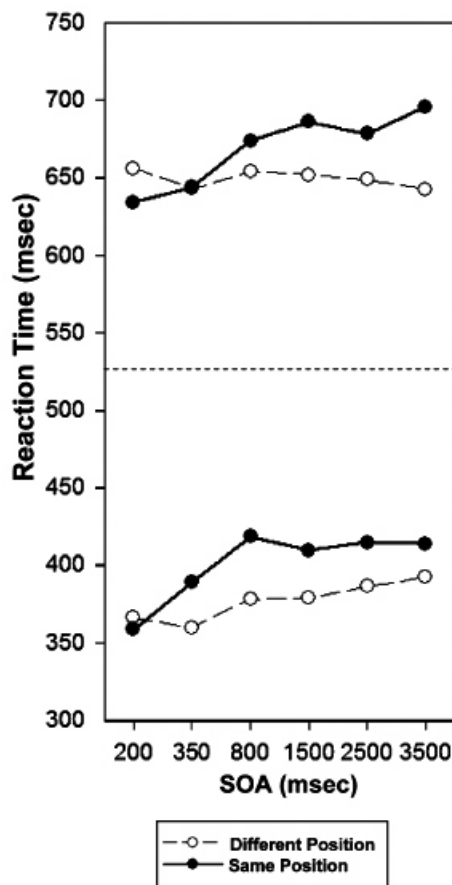


Figura 3. Extraído de Hu y Samuel (2011). En el cuadro superior se muestran los resultados (TR) de las tareas de discriminación no espacial (forma y color) y en el inferior los de las tareas de detección. La IOR espacial aparece antes en las tareas de detección (CTOA de 350 ms), mientras que en las de discriminación el efecto aparece posteriormente (CTOA de 800 ms). En las medias de los RT se compilieron las condiciones de señalización no espacial (señalizado y no señalado) en cada condición de señalización espacial mostradas en el gráfico.

El hecho de que el patrón temporal de la IOR espacial varíe en función de si la dimensión relevante para la ejecución de la tarea es de naturaleza espacial o no, como se ha visto en los dos subapartados anteriores, ha dado lugar a una discusión que continúa hoy en día. Por una parte, una de las predicciones de Posner y Cohen (1984) sobre la extensión de la IOR, es que si su función es llevar el foco de atención a estímulos novedosos, su efecto debería ser espacial, sobre la ubicación señalizada. En este sentido, Maylor y Hockey (1985) encontraron que la IOR es más potente sobre la localización donde se presenta el *cue* y va decreciendo según aumenta la distancia entre esta localización y la del *target* (ver también el experimento 2 en Wascher y Tipper, 2004). Este gradiente del efecto fue encontrado también con una tarea de búsqueda visual (Klein y MacInnes, 1999). Samuel y Kat (2003), empleando una tarea de detección, puntualizaron que este gradiente espacial sólo está presente con los CTOA de hasta 1 s, perdiéndose en los CTOA más largos. Por otra parte, en el entorno natural la información suele presentar una mayor complejidad, dado que estamos rodeados de estímulos en

movimiento o de estímulos que pertenecen a una estructura más compleja. En estos casos, para obtener el beneficio de la IOR como facilitador en la búsqueda, sería necesario que su efecto no se aplicase simplemente sobre una localización estática ¿Qué ocurriría si se señaliza un estímulo en movimiento: la IOR espacial acompañaría a ese objeto a pesar de su movimiento o bien estaría vinculada al lugar del espacio donde se encontraba ese objeto cuando fue señalado? En este sentido, Tipper, Driver y Weaver (1991) propusieron un experimento donde las cajas que servían de marco para los estímulos se movían en círculo en torno al centro de la pantalla. Con este diseño, el *cue* señalizaba una caja, pero no una ubicación concreta, dado que las cajas estaban en movimiento. Es decir, a pesar de que *cue* y *target* apareciesen sobre el mismo objeto, no lo hacían sobre la misma localización. Se observó IOR, lo que se interpretó como una inhibición sobre el objeto señalado y no tanto sobre su localización.

1.3 IOR NO ESPACIAL

Como se ha visto, Tipper et al. (1991) expusieron que en un medio en el que normalmente hay que discriminar estímulos en movimiento (que, por tanto, no mantienen una localización determinada) son necesarios también mecanismos sobre otras referencias que imiten el efecto de la IOR espacial.

El hecho de que pudiese existir una IOR de naturaleza no espacial llevó a que diversos grupos de trabajo modificasen el diseño de las tareas, incluyendo en ellas condiciones en las que en lugar de *cues* espaciales (repetición de la localización) se usaban *cues* no espaciales, mediante la repetición de otro atributo (forma, color, etc). En este contexto, se ha encontrado un efecto similar a la IOR espacial (i.e. mayores TR), pero ante la repetición de propiedades no espaciales de los estímulos. Este efecto se ha encontrado ante la repetición de características como la forma (Hu y Samuel, 2011; Morgan y Tipper, 2007; Riggio, Patteri y Umiltá, 2004), el contenido semántico (Fuentes et al., 1999) o el color (Chen et al., 2010; Hu, Fan, Samuel y He, 2013; Law, Pratt y Abrams, 1995; Zhou y Chen, 2008), encontrándose también en estímulos complejos como caras (Taylor y Therrien, 2008). Incluso, como se ha demostrado recientemente, existe IOR no espacial cuando *cue* y *target* provienen de dos modalidades sensoriales diferentes (Wang, Yue y Chen, 2012). A fin de mantener una estructura similar a la del apartado de IOR espacial, distinguiremos los resultados obtenidos con tareas que requieren sólo detectar el *target* de aquéllos obtenidos con tareas que requieren la discriminación de alguna característica (en este caso no espacial) del *target*.

1.3.1 Tareas de detección

Los primeros intentos de obtener IOR no espacial con tareas de detección fueron fallidos (Kwak y Egeth, 1992; repetición del color). Posteriormente, y también con repetición del color, Law et al. (1995) encontraron IOR no espacial con un CTOA de 1800 ms. Fue un efecto pequeño pero significativo, de unos 6 ms⁷. Taylor y Klein (1998), en una réplica al estudio de Law et al. (1995), hallaron también efecto de la repetición no espacial (14 ms), empleando un CTOA variable desde 1050 hasta 1800 ms. El efecto de la IOR no se vio afectado en este caso por la duración del CTOA, manteniéndose constante. Con tres CTOA más breves, entre 650 y 850 ms, Zhou y Chen (2008) encontraron una IOR no espacial de 15

⁷ Una tendencia similar fue encontrada en el experimento 2 de Kwak y Egeth (1992), aunque en aquel caso no alcanzó significación estadística.

ms, una magnitud similar a la de Taylor y Klein (1998). En este caso tampoco presentó diferencias debidas al CTOA, aunque el rango temporal fue más limitado que en los estudios anteriores. En tres trabajos del equipo de Hu (Hu et al., 2011, 2013 y Hu, Zhan, Li, He y Samuel, 2014) se encontró el efecto de la IOR no espacial (repetición de color y forma) vinculado solamente a la localización repetida. En Hu et al. (2011) se registró IOR no espacial significativa con CTOA de 1500 hasta 3500 ms. Además, el análisis de la interacción en este estudio indicó que el efecto de la IOR no espacial sólo era significativo en las condiciones en las que también apareció el efecto de la señalización espacial. En Hu et al. (2013) se emplearon diseños de 2, 4, 6 y 8 localizaciones posibles, encontrando un efecto mayor de IOR no espacial en las tareas con 6 y 8 localizaciones que en las tareas con menos localizaciones (27 frente a 15 ms respectivamente). En este caso se encontró de nuevo un efecto robusto de IOR no espacial cuando la repetición de color tenía lugar en una localización también repetida, con los CTOA a partir de 1500 ms (ver Figura 4A). En este caso, la aparición de la IOR no espacial fue más tardía que la IOR espacial (1500 ms frente a 300 ms, respectivamente), decayendo en el CTOA más largo (3500 ms). Por último, en el estudio más reciente (Hu et al., 2014) se empleó un diseño con múltiples *cues* simultáneos, con el que encontraron de nuevo IOR no espacial en localizaciones señalizadas. En este caso, es llamativo que el efecto se dio aún en ausencia de IOR espacial (que se evitó mediante la manipulación de la señalización⁸). En comparación con los dos estudios anteriores, la IOR no espacial tuvo una duración más corta, siendo significativa desde 1500 hasta 2500 ms y desapareciendo con CTOA más largos.

En resumen, la IOR no espacial en tareas de detección suele aparecer entre los 700 y 1500 ms, con una magnitud menor de 20 ms en la mayoría de los casos (6-15 ms). El efecto se puede encontrar con unos CTOA relativamente largos (3500 ms). Sin embargo, no está claro en el momento actual si se trata de un efecto de IOR *per se* ya que en muchos estudios en los que se ha observado iba ligado a localizaciones en las que había aparecido el *cue*.

1.3.2 Tareas de discriminación

Chen et al. (2010) estudiaron la IOR no espacial con dos tareas, una de discriminación de la localización y otra de discriminación del color, en las que se empleó señalización espacial y no espacial. En cuanto al diseño, en los ensayos se dispusieron los estímulos en el eje horizontal, se empleó *cue-back* y el CTOA varió entre tres valores (650/750/850 ms). Encontraron que la expresión de la IOR fue dependiente del tipo de tarea empleada. En la tarea de discriminación de la localización, se encontró IOR espacial, pero en ningún caso se encontró IOR no espacial (ver Figura 4B). En cuanto a la tarea de discriminación del color, se encontró un efecto de interacción entre la señalización espacial y no espacial (color), siendo ambos tipos de señalización mutuamente excluyentes: se encontró únicamente IOR espacial (26 ms) cuando no se repetía el color, mientras que la IOR no espacial (12 ms) sólo se encontró cuando no se repetía localización. La aparición de la IOR espacial tanto en la tarea de discriminación espacial como de discriminación no espacial, fue interpretada como un reflejo de la prioridad de la información espacial en la guía de la atención. Por el contrario, el

⁸ Nueve posibles localizaciones se dispusieron en círculo en torno a la cruz de fijación central. En lugar de señalar una única localización, se presentaron simultáneamente los estímulos en tres localizaciones distintas, con al menos una localización libre entre ellas. Hu et al. asumieron en este caso la "codificación de población" ("*population coding*", Klein, Christie, y Morris, 2005), por la cual la señalización múltiple haría que la atención se desplegara sobre el punto intermedio entre los *cues*, de modo que se eliminaría la IOR basada en la localización.

color no produce ningún efecto en la tarea de discriminación de la localización, pero sí en la tarea de discriminación de la identidad, dado que es la característica relevante para la tarea.

Sin embargo, empleando también tareas de discriminación y manipulando la repetición espacial y no espacial, otros autores han hallado resultados divergentes. En dos estudios (Hu y Samuel, 2011; y Hu et al., 2014) se combinó la señalización espacial y no espacial en varias localizaciones, dispuestas en círculo en torno al centro de la pantalla. En Hu y Samuel (2011), con un diseño más similar a Chen et al. (2010), la señalización no espacial sólo produjo facilitación estable en los CTOA menores (200 y 350 ms), no inhibición. Sin embargo, en un estudio más reciente, Hu et al. (2014) obtuvieron un efecto robusto de IOR no espacial (una media de entorno a 20 ms) desde el CTOA de 700 hasta el de 3500 ms. Del mismo modo que en la tarea de detección referida en el apartado anterior, la señalización del color únicamente produjo efectos inhibitorios en las condiciones con señalización de la localización, a pesar de la ausencia de IOR espacial (evitada mediante la señalización simultánea de varias localizaciones). Este resultado sugiere que el efecto de la repetición del color (y en general de las características no espaciales) no requiere de movimientos en la orientación de la atención y es una evidencia de la disociación de ambos tipos de IOR, si bien la señalización espacial también parece tener un papel en la expresión de la IOR no espacial.

En conjunto, los efectos de la señalización espacial y no espacial parecen depender del tipo de tarea, y los resultados obtenidos en los estudios que han analizado ambos tipos de señalización apuntan hacia la posibilidad de que sea la señalización espacial la que realmente se asocia con la IOR *per se*, mientras que la repetición de una característica no espacial se asocia a prolongaciones del TR similares a un efecto de IOR, bien cuando constituye la dimensión relevante para la tarea, o bien cuando se produce sobre una localización previamente señalizada (ver, sin embargo, Chen et al., 2010).

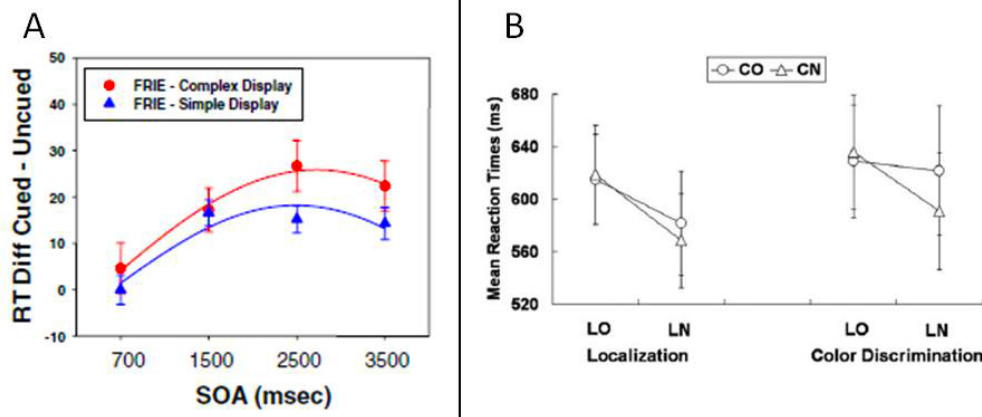


Figura 4. A. Efecto de la IOR no espacial empleando la tarea de detección (FRIE: *feature repetition inhibition effect*), en Hu et al. (2013). En este experimento sólo se encontraron efectos de IOR no espacial cuando la localización también estaba señalizada, de modo que los resultados que se presentan son la diferencia de medias de las condiciones "color repetido" - "color nuevo" en los ensayos de "localización repetida". Los resultados están separados en función de la complejidad del diseño empleado: los diseños complejos (resultados en rojo), fueron aquellos en los que los estímulos pudieron aparecer en 6 u 8 localizaciones posibles; en los diseños sencillos (resultados en azul), los estímulos se presentaban en 2 o 4 localizaciones. **B.** Efecto de la señalización espacial y no espacial en el experimento de Chen et al. (2010) (CTOA 650/750/850 ms). A la izquierda se presentan los resultados en la tarea de localización, donde no se halló IOR no espacial, pero sí IOR espacial. A la derecha se muestran los datos para la tarea de discriminación del color, donde además de la IOR espacial, se encontró IOR no espacial, pero sólo cuando el color se repitió en una localización nueva (LN: location new; LO: location old; CN: color new; CO: color old)

1.4 RESUMEN DE LOS RESULTADOS DE ESTUDIOS CONDUCTUALES

A modo de resumen, la IOR es un efecto de enlentecimiento de respuesta ante los estímulos que aparecen en localizaciones que se habían señalizado previamente a intervalos temporales entre el *cue* y el *target* superiores a 200-300 ms (IOR espacial). Si bien la IOR se ha encontrado en numerosos diseños experimentales, ha habido dos paradigmas con los que tradicionalmente se ha explorado: el paradigma de señalización visuoespacial (*cueing paradigm*, Posner 1980) y el paradigma de búsqueda visual (*searching paradigm*, Klein 1988). En la presente tesis nos hemos centrado en la revisión de los principales efectos derivados de estudios que han empleado el paradigma de Posner, dentro del cual se engloba el diseño empleado en nuestros experimentos.

Se ha encontrado IOR espacial en tareas de detección, discriminación de la localización y discriminación de características no espaciales. El CTOA permite diferenciar un curso temporal de la IOR en función de las tareas empleadas y del tipo de señalización (espacial o no espacial). La IOR espacial se encuentra de forma estable en diversos estudios de detección con los CTOA a partir de 300 ms (Samuel y Kat, 2003) y hasta los 3000 ms (por ejemplo, Hu y Samuel, 2011; Samuel y Kat, 2003). En tareas de discriminación se ha encontrado IOR espacial con CTOA de 700 ms o mayores (Hu et al., 2011, Lupiáñez et al., 1997) y con un curso temporal que va hasta los 3500 ms (Hu y Samuel, 2011) si bien suele decaer a partir de los CTOA de 2000 ms (Samuel y Kat, 2003). En general, aunque la variabilidad entre estudios es bastante grande, la magnitud de la IOR espacial es aproximadamente de 20-30 ms.

El empleo de *cue-back* parece resultar crucial para encontrar IOR espacial en tareas de discriminación, si bien en tareas de detección y discriminación de la localización los efectos de la IOR se encontraron independientemente de su uso (Prime y Ward, 2006), de igual modo que en algunas tareas de discriminación con manipulaciones experimentales más complejas (por ejemplo Hu y Samuel, 2011).

Efectos similares a los de la IOR espacial (denominados por contraposición IOR no espacial) se han encontrado con tareas de detección y discriminación de características no espaciales (si bien apenas existen investigaciones en las que se haya estudiado el efecto de la repetición de atributos no espaciales en tareas en las que se pide la discriminación de la localización). En este caso, las tareas de detección parecen coincidir en sus resultados: el CTOA con el que se comienzan a observar estos efectos de IOR no espacial está en torno a 700 ms (650 ms en Chen et al., 2010; Zhou y Chen, 2008; 700-1500 ms Hu et al., 2013) y se mantienen hasta 3500 ms (Hu et al., 2011 y 2013; si bien son tareas con cierta complejidad estimular). Su magnitud es siempre menor que la de la IOR espacial (por ejemplo, en el estudio de Chen et al., 2010, la IOR espacial es un efecto de 26 ms, mientras que la no espacial es de 12 ms). En las tareas de discriminación se han encontrado efectos dispares. Mientras que el efecto de la repetición del atributo no espacial produjo facilitación en un experimento (Hu y Samuel, 2011), se ha encontrado en otros con características similares a las encontradas en tareas de detección, pero con su expresión relacionada de algún modo con la repetición de la localización (presente cuando se repite señalización espacial, Hu et al., 2014; presente únicamente cuando no existe señalización espacial, Chen et al., 2010).

En cuanto a la IOR no espacial, y teniendo en cuenta que el número de estudios es mucho menor, el *cue-back* resultó clave en el experimento de detección de Law et al. (1995), quienes la observaron por primera vez.

1.5 TEORÍAS EXPLICATIVAS DE LA IOR

Para dar una explicación del fenómeno de la IOR y de los resultados encontrados, se han elaborado una serie de interpretaciones y propuestas. En este apartado se hará un resumen de las que han tenido una relevancia más notable en la investigación sobre el tema, tratando de recoger las observaciones de las que se parte para el planteamiento de las hipótesis, los principales puntos mediante los cuales se explica la IOR y las críticas que desde otras perspectivas se han planteado.

1.5.1 Hipótesis de la reorientación atencional

Como se ha adelantado más arriba, la primera observación del enlentecimiento en los TR por la señalización de los estímulos fue dentro del paradigma de costes y beneficios, en los estudios del grupo de Michael Posner sobre orientación de la atención (Posner, 1980; Posner y Cohen, 1984; Posner et al., 1985). Partiendo de la observación de la secuencia facilitación-inhibición debida a la duración del CTOA, la hipótesis de reorientación de la atención propuesta por Posner y Cohen (1984) interpretó los efectos sobre la respuesta ante un estímulo señalado de forma exógena (incremento o disminución del TR) en relación al despliegue de la atención encubierta. De este modo, la facilitación en localizaciones señalizadas sucedería gracias a que el *target* aparece mientras la atención está todavía desplegada sobre la localización del *cue*. Sin embargo, el incremento del CTOA permite a la atención desengancharse y desplazarse hacia otra localización diferente, de tal modo que, cuando se presenta el *target*, la atención tendría que volver sobre la localización señalada previamente. Esto explicaría que los TR sean más cortos en una localización que está siendo atendida, pero no explicaría por qué el TR es mayor si la atención se desplaza a una localización previamente atendida (y sobre la que ya no está) que si se desplaza a una localización nueva. Para explicar esta diferencia se recurre a un proceso inhibitorio que dificulta el retorno de la atención a una localización ya explorada, esto es, la IOR. El modelo que subyace a esta hipótesis es el del foco atencional (*spotlight*), en el que se basa el mecanismo por el cual se explica la aparición tanto de la IOR como de la facilitación previa. El foco atencional se mueve hacia una localización por la aparición de un estímulo. Mientras que la atención está desplegada en esta localización, las respuestas a ese estímulo se ven facilitadas y por tanto presentan menores TR; una vez que la atención se ha retirado, se inhibe la vuelta a esa localización, haciendo que el foco atencional se oriente hacia la novedad y que el TR se incremente. Es importante resaltar que el proceso clave en esta teoría es, por tanto, el desenganche atencional de la localización donde se presenta el *cue*. Posner y Cohen (1984) propusieron, además, unas predicciones sobre este modelo: el efecto debería ser local; debería estar codificado en coordenadas tanto ambientales como del objeto; debería iniciarse con la suficiente rapidez como para ser útil en un episodio típico de búsqueda; y debería ser capaz de etiquetar múltiples ítems o localizaciones.

Sobre la utilidad de este efecto, la hipótesis propone que dificultar que la atención vuelva a desplegarse sobre una localización ya atendida permitiría la exploración de localizaciones nuevas en vez de reinspeccionar localizaciones cuya información ya fue procesada. Por tanto, la funcionalidad atribuida a la IOR es la orientación hacia la novedad, de utilidad para que un individuo obtenga el mayor beneficio de su entorno. La consecuencia ecológica de la orientación hacia la novedad sería que la IOR pueda funcionar como un mecanismo de ayuda a la búsqueda de alimento (Klein, 1988). Esta extensión de Klein (1988) sobre la importancia de la IOR como facilitador en la búsqueda de alimento en el contexto natural de los

organismos (*foraging facilitator hypothesis*), constituye una interpretación de su funcionalidad, más que una hipótesis sobre qué estructuras o mecanismos subyacen a la IOR. Esta interpretación se apoya en los experimentos llevados a cabo con tareas de búsqueda visual (Klein y MacInnes, 1999), donde la IOR se encuentra en las últimas localizaciones en las que el sujeto centra su atención, decayendo gradualmente al alejarse de la localización atendida, y que desaparece si se elimina la escena de la pantalla cuando se presenta el *target*. Además se encontró que si los sujetos ejecutan libremente sus sacadas, lo hacen alejándose de la última ubicación atendida. En un experimento posterior en el que se pretendía probar esta predicción, Smith y Henderson (2011) señalaron que aunque la latencia de las sacadas es mayor al volver sobre una localización ya atendida, la probabilidad de ejecutar una sacada a esa localización no es menor que a otras localizaciones, lo que supondría una evidencia en contra del planteamiento de la IOR como facilitadora de la orientación hacia la novedad. Esta hipótesis fue también rechazada por Hooze, Over, van Wezel y Frens (2005), en cuyo trabajo se encontró IOR es una tarea de búsqueda visual en la que se permitían movimientos oculares, pero el número de sacadas a localizaciones exploradas fue alto, posiblemente debido a que cuando el movimiento ocular es lo suficientemente rápido sobre una localización no permite hacer una evaluación aceptable y debe volverse sobre ella. En este contexto, se interpreta la IOR como una característica propia de los cambios atencionales más que como una propiedad estratégica para optimizar la búsqueda visual.

Más allá de las interpretaciones sobre la utilidad de la IOR, se ha planteado en la literatura científica que ciertas cuestiones no han sido atendidas de forma completamente satisfactoria, tanto sobre el efecto de la señalización como de los mecanismos que esta teoría implica. Así, Dukewich (2009) ha cuestionado el desenganche atencional como mecanismo de la IOR, reinterpretándola como una habituación de la respuesta de orientación. La hipótesis del desenganche atencional supone que la facilitación y la inhibición son dos efectos de un mismo mecanismo (esto es, el despliegue de la atención). Dukewich (2009) también asume que se debe a un único mecanismo, pero considerando que este mecanismo es la captura atencional. Captar la atención produciría primero el efecto de facilitación, seguido por la habituación debida a la repetición, lo que constituiría la IOR observada.

Sin embargo, ni siquiera existe consenso sobre si existe sólo un mecanismo que esté detrás de ambos efectos. Como resume Berlucchi (2006), aceptando que la facilitación pueda explicarse como un efecto de sumación sensorial, independiente de la atención, ambos procesos pueden ser separados. En el modelo trifactorial de Lupiáñez (2010), en el que los efectos de la inhibición se interpretan como coste de detección, también se supone que el efecto dual facilitación-inhibición se debe a mecanismos diferentes, con cursos temporales también diferentes.

Otra crítica al modelo de Posner proviene de que el desenganche atencional no parece ni necesario ni suficiente para que exista IOR, ya que en algunos estudios se ha encontrado en localizaciones donde la atención estaba siendo orientada endógenamente, y en otros no se ha encontrado en una localización señalizada después del desenganche de la atención (para revisiones, ver Berlucchi, 2006; Lupiáñez, 2010). La crítica derivada de los estudios con manipulación de la orientación endógena podría responderse con el hecho de que son exógenos los mecanismos de desenganche necesarios para que se observe IOR (y por tanto la orientación exógena y endógena responden a mecanismos diferentes), pero, sin embargo, no se explicaría bien por qué el desenganche sí ha sido suficiente para encontrar IOR en algunos diseños (como por ejemplo en la tarea de detección de Danziger y Kingston, 1999).

1.5.2 Hipótesis del cambio de criterio

Ivanoff y Klein (2001 y 2004) encontraron que las falsas alarmas y la tasa de errores se veían reducidas cuando se producía IOR. Los autores, partiendo de la teoría de la detección de señales⁹, interpretan la IOR como una necesidad de acumular más información sobre los estímulos señalizados que sobre los no señalizados, debido a un cambio en el criterio por parte del observador (Ivanoff y Klein, 2001, 2004 y 2006; Klein y Taylor, 1994). De este modo, se explicaría tanto el enlentecimiento como la mejor precisión en las respuestas, siempre que sea posible seguir reuniendo información (por ejemplo, cuando no se enmascara el *target*). En Ivanoff y Klein (2006) se exponen dos momentos en los cuales varía la relación sensibilidad-criterio, dependiendo del tiempo desde que es presentado el *target*: en una fase temprana en la que no ha habido oportunidad de acumular mucha información sobre el *target*, el criterio aumenta, hay una tendencia a no responder a los estímulos señalizados; tras esta fase, y antes de que el procesamiento de la información relevante sobre el *target* llegue a tomar valores asintóticos, la exactitud para responder se ve reducida. Por último, en Redden, Hilchey y Klein (2014), determinan que la IOR se puede definir mediante el cambio de criterio exclusivamente.

1.5.3 IOR como momento atencional

Pratt, Spalek y Bradshaw (1999) propusieron que el mecanismo por el cual se podría explicar la IOR es el momento atencional, un concepto que establece un símil entre los momentos vectoriales empleados en física y el movimiento de la atención. Sus principales observaciones, con un diseño similar al de Posner (ver Snyder, Schmidt y Kingston, 2009), fueron que la IOR sobre los estímulos dependía de su ángulo con respecto a la dirección del movimiento de la atención. Además, la manipulación de tal orientación permitió encontrar diferencias en el efecto de la IOR, obteniendo un efecto de facilitación opuesto (*opposite facilitation effect*, OFE), en contraposición a los resultados de Posner y Cohen (1984). De esto se concluye en este modelo que la IOR es la diferencia entre orientar la localización de forma coherente con la dirección de la atención y orientarla hacia estímulos fuera de esta dirección. Desde esta nueva perspectiva se propone una alternativa a la interpretación del efecto de la señalización como una inhibición (independientemente de que esta inhibición sea sensorial, atencional o motora). El rango de tiempo donde se encuentra facilitación es debido a que la atención está desplegada sobre la misma localización que el *target*. Cuando la atención se desengancha de esa localización y se desplaza hacia otra posición, su dirección no variará a no ser que se aplique un esfuerzo, de modo que si es necesario atender de nuevo a la localización de origen, se requiere un esfuerzo para cambiar la dirección de la atención, que se traduce en un enlentecimiento de los TR. Dicho de otro modo, si tras el *cue* la atención se desplaza, por ejemplo, hacia una fijación central, y se presenta un *target* en una localización periférica, habrá que aplicar un esfuerzo para cambiar la dirección, de lo contrario la atención seguirá moviéndose hasta llegar a la fijación central. Por otro lado, los estímulos no señalizados están suficientemente alejados de la vía de la atención (*path of attention*, en la

⁹ Dentro de la teoría de detección de señales, el valor de una observación puede deberse a ruido o a la señal más ruido, en dos distribuciones probabilísticas (con distribución normal e igual varianza) que pueden estar más o menos solapadas. El criterio(c) es el valor hasta el cual el sujeto atribuye una observación al ruido y a partir del cual la atribuye a la señal más ruido. La sensibilidad (d') está determinada por el solapamiento (la diferencia de medias) entre las distribuciones probabilísticas de "ruido" y "señal-más-ruido" (Swets, 1996).

fuente) como para que no sea necesario aplicar tal esfuerzo para cambiar la dirección (Spalek y Hammad, 2004).

Dos años después del artículo donde se presentó la idea original, Snyder, Schmidt y Kingstone (2001), presentaron un artículo en el que sostienen que el momento atencional no es la causa de la IOR. La principal evidencia contra esta hipótesis es que el hecho descrito en el conjunto de experimentos del trabajo seminal sólo se encuentra en un conjunto pequeño de los participantes y en un subconjunto de todas las localizaciones señalizadas mientras que el efecto de la IOR fue robusto. De forma crucial, no se encontraron correlaciones entre el OFE y la IOR. Posteriormente, Samuel y Kat (2003) observaron que una pequeña diferencia en los SOA de ambos trabajos podría estar detrás de la diferencia de resultados sobre el gradiente espacial, manteniendo abierta la posibilidad de que al menos uno de los mecanismos de la IOR pueda ser explicado por el momento atencional. Si bien en Spalek y Hammad (2004) se intenta refutar alguna de las evidencias contra la hipótesis del momento atencional, Snyder et al. (2009) vuelven a encontrar que frente a un efecto robusto de IOR, hay un débil efecto de OFE, que no está presente en todos los casos, mostrando ciertas inconsistencias sobre los análisis a favor de esta hipótesis. Concluyen que aunque el OFE puede ser encontrado, no es un efecto necesario ni suficiente para explicar la IOR.

1.5.4 IOR como habituación de la respuesta de orientación

Dukewich (2009) parte de la misma propuesta de Posner sobre la necesidad de evitar reinspeccionar un estímulo irrelevante y orientar al organismo hacia la novedad. Dado que en las tareas-tipo de IOR el *cue* no es predictivo, parece obligado que la explicación deba plantearse en términos no asociativos. La presentación de un estímulo novedoso suele suponer una respuesta de orientación (RO) hacia él. Sin embargo, emitir una RO a una estimulación repetitiva e irrelevante no permitiría inspeccionar el entorno de forma óptima. La habituación de tal RO se traduciría en un incremento de los TR. En este sentido, se considera la habituación como el aprendizaje adaptativo que permite distribuir de forma eficiente los recursos de procesamiento, evitando volver sobre estímulos que ya han sido analizados. La habituación está ligada de este modo a la dimensión espacial tanto de los estímulos como de las RO, por lo que podría estar afectando al procesamiento sensorial y a las respuestas motoras ante el *cue* y el *target*. Asimismo, la información espacial, considerada como categoría más que como atributo sensorial primario, permitiría explicar no sólo la codificación de la IOR en coordenadas basadas en una localización específica, sino también los efectos de la IOR en los que la información espacial está basada en el objeto.

Una interpretación de la IOR no sólo debe poder explicar el enlentecimiento en los TR, sino también el efecto de facilitación previo. Desde esta hipótesis, el efecto bifásico facilitación-inhibición se describe a través del comportamiento de las RO tanto ante el *cue* como ante el *target*. Cuando ambos estímulos se presentan en la misma localización, los CTOA breves se acompañan de una respuesta rápida, dado que cuando aparece el *target* aún está presente la RO hacia el *cue*, haciendo que se sumen ambas RO; por el contrario, con los CTOA superiores a 300 ms, la orientación al *cue* se ha disipado y la respuesta generada ante el *target* no llega a alcanzar el mismo nivel de activación en la suma de ambas RO (ver gráfica C y D en la Figura 2 de Dukewich, 2009). En respuesta a esta explicación, Taylor y Klein (2000) asumen que la propia facilitación es una evidencia en contra de la habituación. Sin embargo, el planteamiento que aquí se propone es que, al ser el objeto de la habituación una respuesta, es necesario que se emita para que se habitúe, siendo la facilitación un correlato conductual de la RO.

Lupiáñez (2010) apunta ciertas evidencias en contra de esta hipótesis. Por un lado, se ha encontrado IOR en localizaciones que están siendo atendidas (esto es, sobre las que la RO aún está activa). Por otra parte no se ha encontrado IOR incluso después de haber ejecutado una RO a una localización. A pesar de estas observaciones, no se descarta el papel que puede desempeñar la habituación, y se propone una habituación entendida, más que en coordenadas espaciales, como una habituación del procesamiento de nueva información. En este sentido, el objeto de habituación sería la interrupción del procesamiento de información relevante para la tarea, debido a la aparición de nueva información (en principio de alta saliencia por su aparición abrupta). Dicho de otro modo, se habituaría la captura atencional de nueva información.

Según recoge Dukewich (2009), el planteamiento de la habituación genera una serie de inconsistencias, provenientes posiblemente de la definición de IOR. En esta propuesta, la IOR se circunscribe exactamente a los términos en que se halla mediante el paradigma posneriano de señalización (basado en la localización), no tanto a una definición fenomenológica de enlentecimiento de los TR. Por tanto, se podrían encontrar efectos similares a la IOR pero con mecanismos diferentes, como una IOR a largo plazo o una IOR a localizaciones múltiples, de forma sucesiva, en las que no necesariamente tendría por qué estar involucrada la habituación, si bien tampoco se descartaría su presencia. Con todo, se ofrece una explicación parsimoniosa de la IOR mediante la habituación de la RO, un fenómeno fisiológico muy extendido en todo el sistema nervioso y que posee validez ecológica.

1.5.5 IOR como coste de detección (modelo trifactorial)

La hipótesis de la inhibición de la reorientación atencional ha sido ampliamente aceptada hasta la fecha por los investigadores. Sin embargo, a la vista de cierta evidencia experimental (Lupiáñez, 2010; Lupiáñez et al., 2013), a los autores responsables de tales estudios les pareció pertinente un nuevo planteamiento teórico, dado que el desenganche atencional no parecía ser ni necesario ni suficiente para explicar la IOR (al menos la que se observa en tareas de detección). En primer lugar, mediante la manipulación conjunta de señales exógenas y endógenas, se ha demostrado que se puede encontrar IOR en una localización que está siendo atendida, es decir, sin necesidad de desenganche; en segundo lugar, en otras ocasiones no se ha observado IOR después del desenganche de la atención, llegándose a encontrar incluso facilitación (Berlucchi et al., 2000; Lupiáñez et al., 2004; Lupiáñez et al., 2013). Ahondando en la relación de la facilitación y la inhibición, el hecho de que se haya encontrado IOR con unos CTOA muy breves parece responder a que la secuencia de facilitación-inhibición está regida por más de un mecanismo y no es dependiente de la orientación endógena de la atención. Sin embargo, cuando se presenta un evento entre el *cue* y el *target* (llamado *cue-back* en el contexto de la hipótesis de reorientación), la IOR se produce en todas las condiciones de señalización espacial. Según esta propuesta, el desenganche exógeno de la atención parece tener un papel diferente en la generación de la IOR que el desenganche endógeno, siendo este hecho una evidencia de que se trata de diferentes tipos de orientación atencional. Aún así, Lupiáñez et al. (2013) dejan todavía dos preguntas abiertas: ¿por qué en tareas de detección no parece ser necesario ningún estímulo de desenganche (ni exógeno ni endógeno)? y ¿por qué el papel del desenganche exógeno parece tener una mayor importancia en las tareas de discriminación que en las tareas de detección?

Para intentar dar respuesta a estos interrogantes, este modelo plantea tres posibilidades sobre los efectos causados por la aparición del *cue* y del *target*, dos de los cuales son beneficiosos para la respuesta (orientación espacial y selección espacial) mientras que el otro

es un coste (coste de detección). En primer lugar, la aparición del *cue* provocaría una orientación hacia su ubicación, lo que beneficiaría a las respuestas ante cualquier estímulo que se presente allí. Es un efecto de corta duración, lo que constituye una característica importante para explicar el curso temporal del fenómeno. Si el tiempo entre estímulos es breve, se integrarán los estímulos en el mismo archivo de objeto (*object file*, Kahneman, Treisman y Gibbs, 1992), debido a su cercanía espaciotemporal y facilitando su selección para un subsiguiente análisis. Como consecuencia, la integración de las características en un mismo archivo de dos objetos idénticos en sus atributos relevantes (emparejamiento completo) se verá facilitada, siendo la cercanía espacial especialmente relevante para la integración en el mismo archivo. Sin embargo, dos objetos completamente diferentes (alternancia completa) abrirán dos archivos de objeto nuevos cada uno, sin causar interferencias debidas a la integración en un único archivo. Por último, un estímulo que comparte alguna de las características pero no todas (emparejamiento parcial) no resolverá las demandas de la tarea y se necesitará la creación de un nuevo archivo de objeto. En este caso, la información del primer archivo interferirá en la creación del segundo, creando un coste en el procesamiento. Desde este punto de vista, la presentación de un evento entre el primer y el segundo estímulo interrumpiría la integración de las características de ambos estímulos, por lo que se generaría un archivo nuevo para el segundo estímulo. Esto explicaría los resultados experimentales con *cue-back*, evitando la explicación de su efecto en términos de orientación/reorientación. El tercer efecto es el coste de detección, relacionado directamente con la IOR. Resumiendo brevemente lo expuesto, cuando un estímulo ha señalado un punto en el espacio se produce orientación y se facilita la selección en esta ubicación para el procesamiento. El coste de detección aparece cuando la similitud entre ambos estímulos hace que se entorpezca la detección de un estímulo nuevo, a causa de incluirlo en el archivo de objeto abierto por el *cue*. Por tanto, a mayor similitud entre dos estímulos, mayores beneficios para su procesamiento, pero también mayor coste de detección. Nótese que el coste de detección hace referencia a la detección del estímulo como un objeto nuevo, por lo que se hace intuitivo comprender la relación entre la magnitud del coste y la similitud entre ambos estímulos.

Desde esta teoría, se postula que estos tres mecanismos puedan tener efectos positivos o negativos en distintos momentos y en las distintas estructuras donde se procese el estímulo, haciendo que el valor del efecto observado sea la suma de los efectos de dichos mecanismos. Esta suma de efectos, muy dependiente del curso temporal de cada uno, muestra resultados diferentes cuando el CTOA varía (ver Figura 2.3 en Lupiáñez, 2010, p. 27), explicando el paso de la facilitación a la IOR cuando se aumenta este intervalo. Además, se ofrece una explicación de las diferencias en la aparición de los efectos en los distintos tipos de tarea. Los beneficios de la selección espacial tienen un mayor peso en las tareas de discriminación, mientras que el efecto del coste en la detección de objetos nuevos lo tiene en las tareas de detección.

La funcionalidad que se le atribuye a este mecanismo es mantener el equilibrio entre el despliegue de la atención dirigida a metas y la captura de la atención por información que aparece en el medio de forma abrupta. Cuando un estímulo no atendido tiene una saliencia alta, de tal modo que capture la atención, el organismo procesará ese estímulo si es relevante (por su interés para el individuo o por compartir alguna característica con la información relevante en ese momento). Sin embargo, en las siguientes ocasiones no se considerará a este estímulo como novedoso. La captura atencional de un estímulo repetitivo debe ser atenuada de algún modo, con el objeto de optimizar el procesamiento de la información. En este punto

se considera la opción del mecanismo de habituación de Dukecwich (2009), con la única diferencia de que lo que se propone desde el modelo trifactorial es la habituación de la captura atencional, en vez de la orientación de la atención. De este modo, la funcionalidad atribuida a este sistema es la de optimizar la selección de información relevante, atendiendo a los estímulos *bottom-up*, pero evitando que su repetición interrumpa constantemente la búsqueda de información relevante (*top-down*).

1.6 BASES NEURALES DE LA IOR

La mayor parte de la investigación sobre la IOR se ha basado en el estudio de medidas conductuales, y especialmente del TR, para explicar los mecanismos que pueden subyacer a este fenómeno. El estudio de la actividad cerebral asociada a la IOR resulta clave para delimitar los posibles mecanismos que subyacen a la descripción conductual del efecto. En este apartado se tratará de describir y extraer las principales conclusiones de los estudios que han abordado la investigación de los correlatos neurocognitivos de la IOR desde distintos ámbitos de la Neurociencia Cognitiva, en el contexto de los modelos atencionales que se han desarrollado en este ámbito de estudio. Para ello, en primer lugar se realizará un recorrido por los estudios neurofuncionales que han empleado registros intracraneales, estimulación magnética transcraneal (EMT) y técnicas de neuroimagen funcional. En segundo lugar, y debido a su marcada influencia en la explicación de los procesos de atención visuoespacial en general, y de la IOR en particular, y a que constituyen el núcleo de la presente tesis doctoral, se tratarán en más profundidad los resultados ofrecidos desde los estudios con potenciales evocados (PE), a los que se dedica un apartado especial.

1.6.1 Estudios neurofuncionales

La hipótesis de reorientación propuesta por Posner y Cohen (1984), basada en la dimensión espacial del fenómeno de IOR, hizo que uno de los primeros objetivos en la búsqueda de las bases neurales de la IOR fuesen los mecanismos de orientación a estímulos. Asimismo, otros modelos como la hipótesis de la habituación de Dukewich (2009) o el modelo trifactorial de Lupiáñez (2010), también han fundamentado su explicación sobre los efectos de la señalización en los circuitos neurales de orientación. Además de la dimensión espacial, se han investigado también las redes y estructuras neurales que pudiesen explicar los efectos inhibitorios de la repetición de características no espaciales. La investigación de los mecanismos de la IOR (espacial y no espacial) tiene como objeto no sólo definir los mecanismos específicos y la naturaleza de cada uno, sino los mecanismos comunes a ambos tipos de IOR y su posible interacción.

1.6.1.1 IOR espacial

El modelo atencional de Posner y Petersen (Posner y Petersen, 1990; Petersen y Posner, 2012) es frecuentemente empleado para fundamentar investigaciones sobre IOR, puesto que permite explicar tanto la orientación que provocan estímulos externos (*bottom-up*) como la atención guiada por los individuos (*top-down*). El modelo ha sido elaborado a partir de resultados de diferentes técnicas de imagen cerebral, de resultados conductuales y de estudios fisiológicos y de lesión, a partir de los cuales se describen tres redes cardinales ocupadas de las funciones de la atención: la red de alerta, la red de orientación y la red ejecutiva. En

primer lugar, la función de la red de alerta se encarga del mantenimiento de arousal y el nivel de alerta durante la ejecución de una tarea. Está relacionada con estructuras del sistema noradrenérgico del tronco cerebral (*locus coeruleus*), el tálamo y el hemisferio cerebral derecho. En segundo lugar, la red de orientación es la encargada de priorizar la localización y la modalidad del input sensorial, para lo que están involucrados los colículos superiores (CS), el núcleo pulvinar y el sistema de atención posterior, que incluye áreas frontales laterales, como los campos oculares frontales (*frontal eye fields*, FEF), y áreas parietales, las cuales parecen estar implicadas, además de en la orientación, en la selección de estímulos y de respuestas adecuadas ante ellos. Por último, en la red ejecutiva de atención se incluyen la corteza frontal medial y la corteza cingulada anterior (CCA). Esta red está relacionada con la atención focal (y con la consciencia), y su estudio ha tenido una mayor evolución desde el primer trabajo de Posner y Petersen (1990), atribuyéndosele en la última revisión del modelo más funciones ejecutivas, relativas a procesos *top-down* (ver Petersen y Posner, 2012).

Para centrarnos en los mecanismos a los que se les ha atribuido participación en el fenómeno de la IOR, a continuación se tratarán con mayor profundidad las redes de orientación y ejecutiva, respectivamente. En la actualización del modelo original (Petersen y Posner, 2012) cada una de las redes se divide en dos sistemas diferenciados, ajustándose a los nuevos datos científicos (resumidos fundamentalmente en los artículos de Corbetta, Patel y Shulman, 2008 -sobre las redes de orientación-, y de Dosenbach, Fair, Cohen, Schlaggar y Petersen, 2008 -sobre la red ejecutiva-).

En cuanto a la red de orientación, Corbetta et al. (2008) la dividen en dos sistemas cerebrales diferentes. El primero es la red dorsal frontoparietal, en la que participan la corteza frontal dorsal y el surco precentral (principalmente FEF) y la corteza parietal dorsal, (especialmente el surco intraparietal, SIP, y el lóbulo parietal superior, LPS). Este sistema permite la selección de los estímulos sensoriales (en función de los objetivos del sujeto) y el vínculo con la respuesta adecuada. Se ha encontrado activado cuando se manipulan las expectativas endógenas sobre una localización o sobre determinadas características de un estímulo, por lo que se relaciona con un mecanismo *top-down* de atención. El LPS muestra actividad en el desenganche de la atención y en el movimiento a una nueva localización, mientras que los FEF y el SIP se han visto activados con el mantenimiento de la atención en localizaciones periféricas (Kelley, Serences, Giesbrecht y Yantis, 2008). La red dorsal frontoparietal también se ha encontrado involucrada en los cambios de atención entre localizaciones, características, objetos y modalidades sensoriales (Liu, Slotnick, Serences y Yantis, 2003; Serences, Schwarzbach, Courtney, Golay y Yantis, 2004; Shomstein y Yantis, 2004; Yantis, Schwarzbach, Serences, Carlson, Steinmetz et al. 2002). Los FEF han sido objetivo recurrente de diversas investigaciones por su posible papel en la generación de la IOR. En un estudio con estimulación magnética transcraneal (EMT), Ro et al. (2003) observaron que la estimulación sobre los FEF producía ausencia de IOR ipsilateral y enlentecimiento en el procesamiento visual contralateral (si bien con EMT en el lóbulo parietal superior -LPS- esto no ocurría). En este trabajo se propone que los FEF son responsables de la tendencia a apartar la atención de una localización señalizada, considerando también la participación de los CS en la IOR y en la orientación de la atención. El mecanismo propuesto, cercano a la hipótesis de reorientación, es que el FEF ipsilateral al *cue* programaría movimientos oculares contralaterales al mismo, para aumentar el procesamiento de la información proveniente de regiones contralaterales (no señalizadas). Chica, Bartolomeo y Valero-Cabré (2011) han encontrado también la implicación en la generación de la IOR del SIP (involucrado tanto en la orientación endógena como exógena) y

de la unión temporoparietal (UTP, de la red ventral, involucrada en la atención exógena, ver párrafo siguiente). Cuando se aplicaba EMT conjuntamente en SIP y UTP derechos se interfería en la generación de la IOR, de modo que se encontró facilitación ante la presentación de un estímulo exógeno con un CTOA largo. Sin embargo, se produjo una interferencia con la señalización endógena cuando solamente se estimulaba el SIP, lo que involucra a esta área en ambos tipos de orientación de la atención.

La segunda división en las redes de orientación que se recoge en Corbetta et al. (2008) es la red ventral frontoparietal (o red ventral de la atención), conformada por la corteza frontal ventral (CFV) y la UTP. La UTP (que muestra una lateralización derecha) está relacionada con la detección de *targets*, independientemente de las expectativas de aparición del mismo, respondiendo junto con la red dorsal cuando se detecta un estímulo relevante. El giro frontal inferior (GFI), un área dentro de la CFV, se ha encontrado activado en situaciones de reorientación, pero solamente con estímulos inesperados (para una revisión ver Chica et al., 2013). La red ventral se encuentra activada, junto con la red dorsal, cuando se detectan estímulos relevantes y durante la reorientación de la atención. Se activa también con la presentación de estímulos relevantes, incluso cuando su saliencia no es alta, y también por la aparición de estímulos que tienen características parecidas al estímulo *target*. Es decir, está relacionada con la orientación a estímulos cuya relevancia está marcada por la tarea, pero su actividad es suprimida cuando se presentan estímulos irrelevantes. Es interesante señalar que este sistema tiene mayores respuestas cuando se detectan *targets* en localizaciones no esperadas, como es el caso de los ensayos inválidos en las tareas de señalización. Corbetta y Shulman (2002) proponen que este sistema sería el responsable de orientar la atención cuando aparece una nueva estimulación, interrumpiendo la orientación de la atención que se esté llevando a cabo de forma *top-down*. Este tipo de interferencia sería candidato a verse afectado por la IOR, siguiendo la funcionalidad que el modelo trifactorial de Lupiáñez le atribuye a este fenómeno. Según este modelo, la IOR trabajaría disminuyendo la orientación a estímulos nuevos, si su repetición impidiese optimizar la atención (dado que si no estaría siendo orientada constantemente hacia eventos sin importancia). De ser así, la separación de la orientación exógena y endógena a nivel neural quedaría en entredicho. Sin embargo, en Corbetta et al. (2008) se considera que la distinción entre redes tendría más que ver con las redes que intervienen en la orientación de la atención, tanto exógena como dirigida a metas (sistema dorsal) y aquella cuya orientación está dirigida por los estímulos (sistemas ventral y dorsal). La baja selectividad espacial de la red ventral y el hecho de que la red dorsal sea capaz de vincular la atención con los movimientos oculares, hace que la red ventral no parezca ser la que origina esta orientación, si bien la activación conjunta de ambas redes parece mediarla. Se sugiere que la orientación estaría iniciada por la red dorsal en conjunción con estructuras subcorticales, mientras que el sistema ventral realizaría las operaciones necesarias para ajustar la orientación. Para ello se atendería a las características de la tarea, las expectativas y el arousal, siendo ambas redes y su interacción necesarias en la orientación a estímulos relevantes. En contra de la asunción de que los circuitos neurales que sustentan las redes endógena y exógena no están diferenciados en la red dorsal frontoparietal, Chica et al. (2013) argumentan que pueden existir una serie de factores que han impedido ver estas diferencias (para un estudio reciente ver también Vossel, Geng y Fink, 2014). Las diferencias entre las interpretaciones que provienen de estudios neuropsicológicos (por ejemplo Bartolomeo y Chokron, 2002; Riddoch, Chechlacz, Mevorach, Mavritsaki, Allen et al., 2010) o de EMT (Chica et al., 2011) y las provenientes de estudios de resonancia magnética funcional (IRMf) (como se recoge en Corbetta et al., 2008), podrían deberse a la baja resolución temporal de la técnica, a la existencia de una mayor cantidad de estudios de IRMf

dirigidos a explorar la atención endógena que a estudiar la exógena, a que no se diferencie en los análisis entre periodos de *cue* y de *target*, o a que se haya centrado el estudio principalmente en la actividad registrada ante el *target*. Cabe considerar también, como ya se ha señalado, que aunque se diferencie entre las áreas implicadas en la orientación exógena y endógena, éstas podrían estar relacionadas o incluso solapadas en su implicación. Para responder correctamente durante una tarea, hay que suponer que la actividad dirigida por los estímulos y la orientada a metas tengan algún tipo de estructura que las coordine, dada la actividad conjunta que muestran. La corteza ventrolateral prefrontal derecha se ha sugerido como un área que coordina la orientación espacial y el control inhibitorio conductual (IRMf y potenciales evocados -PE-, Tian, Liang y Yao, 2014). En la misma vía, otra de las áreas sugeridas para mediar entre ambas redes es la unión inferior frontal (UIF) derecha, dado que forma parte de la red ventral (*bottom-up*) pero se integra funcionalmente en la red dorsal cuando se precisa una conducta dirigida a metas (IRMf, Asplund, Todd, Snyder y Marois, 2010). En este estudio se ha encontrado que la actividad de los FEF y del SIP están correlacionadas directamente entre sí, pero inversamente con la UTP durante tareas de atención dirigida a metas, mientras que el patrón es el opuesto cuando es necesaria la reorientación de la atención. El lóbulo parietal también se ha encontrado relacionado con la IOR, tanto en tareas que manipulan las coordenadas ambientales como las referidas al objeto. En un estudio con pacientes humanos con lesión en el lóbulo parietal derecho se ha encontrado IOR exclusivamente en coordenadas retinales, no ambientales (Sapir, Hayes, Henik, Danziger y Rafal, 2004). En otro estudio de lesiones parietales unilaterales (3 pacientes con lesiones izquierdas y uno con lesión derecha) en el que se vieron afectados principalmente los giros angular, supramarginal y superior temporal, no se encontró IOR cuando se movía al hemisferio ipsilateral un objeto que fue señalado en el hemisferio contralateral (Vivas, Humphreys y Fuentes, 2008). Por el contrario, sí que se encontró efecto de la IOR cuando la señalización fue ipsilateral y el movimiento fue al hemisferio contralateral. Ambos experimentos ejemplifican la importancia de estas áreas en la aparición de IOR con respecto a coordenadas ambientales y con referencia al objeto.

En cuanto a la red ejecutiva de la atención, en el artículo de Petersen y Posner (2012) se considera que ésta podría tener importancia en los mecanismos de regulación *top-down*, más allá de la detección de *targets*, como se había propuesto inicialmente (Posner y Petersen, 1990). Siguiendo la evidencia proveniente de estudios con IRMf recogida en el trabajo de revisión de Dosenbach et al. (2008), la red ejecutiva se compondría de dos redes de control diferenciadas. La primera red es la red frontoparietal, cuya principal función es el cambio o inicio de tareas y el ajuste de control sobre la tarea que se está realizando, especialmente sobre la ejecución (por ejemplo, sobre respuestas incorrectas). En esta red se incluyen la corteza prefrontal dorsolateral (CPFDL), lóbulo parietal inferior (LPI), corteza frontal dorsal (CFD), surco intraparietal (SIP), precúneo y corteza cingulada medial (CCM). El segundo sistema que conforma la red ejecutiva es la red cíngulo-opercular, a la que se le atribuye el mantenimiento de la actividad referida a la tarea, globalmente y de forma estable a través de los ensayos. En esta red participan la corteza prefrontal anterior (CPFA), la ínsula anterior y el opérculo frontal (IA/OF), la corteza cingulada anterior dorsal y la corteza frontal superior medial (CCAD/CFSM), y el tálamo. Además de estas dos redes, se otorga al cerebelo la función de poner en contacto ambas redes (conectando CPFDL, SIP y tálamo), si bien en un clúster de regiones separado, en el que se procesaría la información relativa al error para mejorar la ejecución de las tareas (ver Dosenbach et al., 2008 y Petersen y Posner, 2012).

En alguna de las explicaciones de la IOR (como en el modelo de reorientación o en los paradigmas de búsqueda visual) se ha recurrido al movimiento del foco atencional, si bien en anteriores apartados se ha hecho constar que hay casos en los que la IOR puede darse en lugares sobre los que la atención está desplegada. Dado que el interés en este trabajo es sobre la IOR espacial y no espacial, es importante resaltar que la perspectiva que predomina hoy día es que el foco atencional parece estar más vinculado con la dimensión espacial, y no con las otras características de la atención (Petersen y Posner, 2012; Posner, 1980). Desde el modelo de Shipp (2004), donde se conjugan tanto los procesos *bottom-up* como los procesos *top-down*, el foco atencional parece sustentarse en la entrada de información desde las áreas visuales occipitales (V1), información a la que se otorgan diferentes pesos desde áreas frontales o inferotemporales. El control cognitivo sobre la localización de la atención estaría relacionado con las operaciones entre áreas fronto-parietales y el circuito que comprende las áreas visuales de la corteza y el núcleo pulvinar ventral del tálamo, a través de los colículos superiores (CS). Dentro de las áreas fronto-parietales referidas, los FEF parecen los candidatos para ser los principales directores del foco de atención, especialmente en situaciones de atención encubierta, esto es, inhibición de los movimientos oculares y la fijación central de la mirada (Shipp, 2004). Aunque se asume que el foco atencional se mueve tanto de forma abierta como encubierta, los sistemas que se encargan de ambas formas de localizar la atención no son exactamente los mismos. Por ejemplo, en tareas de atención abierta, el LIP (corteza lateral intraparietal) tiene un papel más relevante a la hora de dirigir las sacadas reflexivas ante estímulos no esperados, mientras que el papel de los FEF parece tener más que ver con esta actividad ante estímulos que han sido predichos, y por tanto generan expectativas (Gaymard, Lynch, Ploner, Condy y Rivaud-Pénchoux, 2003). Otro estudio ha apuntado que el despliegue atencional mediado por señalización de tipo simbólico (endógeno) no está mediado por los CS (Ignashchenkova, Dicke, Haarmeier y Thier, 2004). Estos ejemplos marcan la importancia de conocer el funcionamiento de los núcleos y áreas neurales a la hora de interpretar los resultados conductuales o fisiológicos en función de las tareas empleadas o, incluso, para tener en cuenta que conceptos como el foco atencional pueden no tener un correlato unívoco en la actividad del sistema nervioso.

La propuesta de Shipp (2004) referida más arriba ofrece un modelo de atención basado en la información proveniente de estudios con humanos y con primates no humanos, en los que se recogieron medidas conductuales, de IRMf, de lesión y de registros fisiológicos. Se recogen en este modelo las áreas, núcleos y estructuras propuestas desde el modelo de Posner y Petersen (1990) y se propone un mecanismo para la IOR (entendida espacialmente, ver Klein, 2000), según el cual la inhibición sobre localizaciones señaladas es el efecto producido por la activación de los CS desde el FEF ipsilateral a la localización de la IOR. Tanto FEF como CS han sido relacionados con la génesis de la IOR, debido a ciertas características que permitirían explicar, al menos en parte, el fenómeno observado conductualmente. Los CS, incluidos en las redes de orientación del modelo de Posner y Petersen (1990), constituyen un área que forma parte de la vía retinotectal y en la que se ha hallado actividad relacionada con la IOR, tanto en estudios con primates no humanos (Dorris, Klein, Everling y Munoz, 2002; Fecteau, Bell y Munoz, 2004; Fecteau y Munoz, 2005) como con pacientes humanos con daño cerebral (Sapir, Soroker, Berger y Henik, 1999). En esta área mesencefálica, mapas motores, auditivos y visuales están organizados retinotópicamente, habiéndose demostrado su implicación en la generación de movimientos oculares reflexivos a estímulos provenientes de modalidades sensoriales diferentes (estudio en primates de Groh y Sparks, 1996). Este hecho encaja con el estudio de Spence et al. (2000), en el que se encontró IOR a través de las diferentes modalidades sensoriales.

Gabay, Leibovich, Ben-Simon, Henik y Segev (2013) fueron los primeros en encontrar IOR (y facilitación) en una especie diferente a los primates: el pez arquero. Una de las características de este pez en relación a los primates, es que posee una corteza cerebral menos desarrollada. Por tanto, el hecho de que la IOR aparezca en este pez hace que las estructuras subcorticales se consideren clave en la generación de la misma. Dado que el tectum aparece desarrollado en peces, pero no así la corteza cerebral (al menos no alcanza el desarrollo que alcanza en primates), su uso en el estudio de la IOR, además de permitir un diseño en el que se oriente su atención en una adaptación de la tarea de Posner, permite registrar también la respuesta del pez hacia un objetivo en concreto. La IOR fue encontrada estando el pez en movimiento durante la tarea, por lo que los efectos encontrados no pueden ser considerados retinotópicos, lo que supone que la corteza parietal desarrollada no parece un requisito necesario para remapear el etiquetado inhibitorio que parece estar presente en el tectum. En este sentido, la actividad de los CS parece ser suficiente para generar la IOR aunque, si bien el estudio aporta información interesante sobre la generación de la IOR, sería conveniente que se incorporasen nuevos datos sobre los mecanismos inhibitorios implicados en este caso y la comparación con sistemas nerviosos más extensamente estudiados en relación con la IOR. Esto permitiría seguir profundizando en la posibilidad de que pudiese estar actuando algún mecanismo análogo a los mecanismos corticales en primates, así como conocer con qué parámetros se obtiene la IOR (por ejemplo, la inhibición a una localización dentro de un objeto, como en las tareas de Tipper, Jordan y Weaver, 1999) o si existe también IOR no espacial. Con todo, el hecho de que la IOR sea un efecto que se encuentra en otras especies más alejadas de los primates la convierte en un fenómeno con cierta antigüedad filogenética, haciendo más plausible una explicación sobre la función de la IOR desde una perspectiva ecológica, como es el caso de la teoría de la facilitación de la búsqueda de alimento.

A pesar de la notable relevancia de la actividad de los CS en relación con el efecto inhibitorio de la IOR, se han aportado datos en contra de que esta estructura sea el principal actor en la generación de la IOR. Así, Sumner, Nachev, Vora, Husain y Kennard (2004) proporcionan evidencia de que la estimulación en la vía colicular no impidió que se generase IOR cuando la respuesta era manual, sino sólo cuando la respuesta era sacádica. En su trabajo proponen un modelo en el que existirían dos mecanismos diferentes que sustentan la IOR, uno basado en la vía colicular (cuando la respuesta es sacádica) y otro basado en mecanismos corticales y retinotectales (cuando la respuesta es manual). Nótese que aunque no se considera necesario el input vía CS para generar IOR con respuesta manual, la existencia de circuitos cortico-subcorticales (como puede ejemplificarse con el modelo de Shipp) no permite excluir la posibilidad de la implicación de los CS en la IOR. En un estudio más reciente con respuesta ocular, en el que se empleó el contraste BOLD (IRMf), Anderson y Rees (2011) encontraron también efectos en la actividad de los CS relacionados con la captura atencional y los TR, así como también encontraron activación en las áreas visuales V1 - V3, aunque en menor grado (para una aproximación sin movimientos oculares a la actividad en áreas visuales tempranas relativa a la captura atencional, ver Müller y Kleinschmidt, 2007). Sin embargo, la IOR no parece ser un mecanismo unitario, ya que se han encontrado implicados en su generación mecanismos perceptivos/atencionales, oculomotores y motores (Chica, Taylor, Lupiáñez y Klein, 2010a; Sumner et al., 2004). Teniendo esto en cuenta, y a pesar de que los resultados aportan evidencia de la participación de los colículos y áreas visuales tempranas en la IOR, los autores sugieren que la generación de la IOR debe recaer en la interacción entre las áreas corticales superiores relacionadas con la orientación espacial exógena (como FEF y la corteza parietal posterior) y las áreas subcorticales (CS).

De acuerdo con esta interpretación, y como ya se ha comentado, se han encontrado diferencias con respecto a las áreas responsables de la IOR en tareas con respuesta manual o sacádica. En un estudio con pacientes con daño cerebral parietal derecho o con desconexión frontoparietal, se concluyó que la IOR manual descansa sobre la red frontoparietal (con una clara lateralización derecha), mientras que se sugiere que la IOR sacádica podría depender más de los circuitos retinotectales (Bourgeois, Chica, Migliaccio, de Schotten y Bartolomeo, 2012). Este experimento fue replicado en sujetos sanos empleando estimulación magnética transcraneal repetitiva (EMTr), encontrando que la estimulación conjunta del SIP y de la UTP derechos afectó a la respuesta manual ante estímulos en el hemisferio derecho, pero no afectó a la respuesta sacádica. Sin embargo, para los estímulos presentados en el hemisferio izquierdo, la EMTr sobre el SIP derecho afectó a las respuestas, y sobre la UTP derecha no tuvo efectos (Bourgeois, Chica, Valero-Cabré y Bartolomeo, 2013).

1.6.1.2 IOR no espacial

Aunque por parte de un número mucho menor de estudios, también se han explorado los correlatos neurales de la IOR no espacial. Partiendo de la hipótesis de la reorientación, Zhou y Chen (2008) emplearon una tarea de discriminación con dos tipos de ensayos, uno de repetición de localización periférica y otro de repetición de color con estímulos centrales, para explorar la implicación de ambas redes de atención posnerianas (de orientación y ejecutiva) mediante IRMf. En este estudio se incluyó un *cue-back* de color diferente al *cue*, para promover el desenganche del foco de atención sobre él. Tanto este experimento como otros anteriores sin *cue-back* (Lepsien y Pollmann, 2002; Mayer, Seidenberg, Dorflinger y Rao, 2004; Müller y Kleinschmidt, 2007), coincidieron en encontrar los mismos centros activados cuando se produjo IOR espacial en la tarea de localización: giro precentral bilateral (incluyendo FEF) y corteza parietal bilateral. Estos resultados se interpretaron como la implicación de la misma red dorsal frontoparietal para mantener la inhibición a volver a lugares previamente explorados asociada a la IOR. En la tarea de discriminación de color, los estímulos fueron presentados en el centro de la pantalla, sin necesidad de desplazar la atención. En este caso se encontró IOR no espacial y activación de las áreas bilaterales del giro precentral y de la corteza occipital lateral. Dado que el giro precentral mostró activación en ambas tareas, se concluyó que su implicación en la IOR no es tanto la vinculación de la atención con las respuestas oculomotoras pertinentes, sino con el mantenimiento del etiquetado inhibitorio (ver *inhibitory tagging* en Fuentes et al., 1999). La actividad en la corteza parietal superior bilateral apareció en la comparación entre los CTOA cortos y largos en la tarea espacial, mientras que no mostró esta diferencia en la tarea de color, por lo que se sugirió que esta área sólo está involucrada en el mantenimiento del etiquetado inhibitorio en tareas de localización. En cuanto al efecto de la IOR no espacial, el giro frontal medial e inferior (con lateralización izquierda) se consideró un candidato para formar parte de sus bases neurales, debido a la mayor actividad registrada ante *targets* del mismo color siempre que hubo IOR basada en el color.

Las redes atencionales de orientación y ejecutiva fueron puestas de nuevo en relación en un estudio posterior de estos autores, en el que se combinó la señalización espacial y no espacial (color del objeto) en dos tareas de discriminación: una de localización y otra de color (Chen et al., 2010). Se encontró que ambas redes se coordinan, de forma que ante señalización espacial (pero no de color) hubo enlentecimiento de las respuestas junto con actividad en las áreas de la red de orientación, mientras que con señalización de color (pero en localizaciones

no señalizadas), fue la red ejecutiva la que apareció activada junto con el enlentecimiento en los tiempos de respuesta. En la tarea de discriminación espacial se encontró enlentecimiento en las respuestas ante *targets* señalizados espacialmente, independientemente de su color. En cuanto a las estructuras implicadas, sólo se encontró una mayor activación de la red dorsal (orientación de la atención) ante estímulos en una localización señalizada que ante los presentados en una localización nueva, también de forma independiente a la señalización del color (i.e. cuando el color de *cue* y *target* no coincidían). En la tarea de discriminación del color, el efecto de la repetición de la localización incrementó los TR sólo cuando no se repitió el color de los estímulos (IOR espacial), con actividad de la red de orientación atencional; por el contrario, fue la red ejecutiva, pero no la de orientación, la relacionada con la IOR debida a la repetición del color cuando la localización espacial de los estímulos no se repetía. En esta tarea, además de esta diferenciación de activación de redes, se encontró activación en áreas dorsales y parietales del giro frontal inferior (GFI) solapadas con áreas prefrontales relativas al recuerdo episódico, que se relaciona con el etiquetado inhibitorio en IOR no espacial. Se registró también una mayor actividad en el hipocampo derecho cuando se repetía la localización, pero no el color, mientras que no se observó esta activación cuando ambas dimensiones de los objetos eran nuevas. Se interpreta esto como un comparador de coincidencia, incluyendo en este estudio a esta estructura también en los mecanismos de la IOR. Esto los llevó a plantear que esta inhibición no espacial no está sustentada en los mismos mecanismos que la espacial, interpretando sus resultados como una alternancia entre las redes atencionales de orientación y ejecutiva. La red de orientación estaría implicada en los efectos debidos a la repetición espacial, mientras que la ejecutiva estaría implicada en la repetición del color, dado que era la característica relevante para la tarea.

Teniendo en cuenta que los estudios que existen sobre las bases neurales de la IOR no espacial son del mismo grupo y no hay, a nuestro entender, otros trabajos que confirmen o invaliden los resultados de los mismos, deben tomarse con cautela las conclusiones derivadas en relación con la naturaleza de este efecto de repetición de atributos no espaciales y su relación real con el fenómeno de la IOR en sí.

1.6.2 Estudio de la IOR mediante PE

Como se ha tratado en el apartado anterior, además del análisis de los TR, la investigación de la IOR también se ha beneficiado del estudio de la actividad neural. Mediante la investigación de las relaciones entre la ejecución conductual y los patrones de actividad del sistema nervioso central, se trata de conocer el mecanismo o mecanismos neurales que participan en la IOR y de salvar las limitaciones que conlleva el estudio exclusivamente conductual. Por ejemplo, en una tarea en la que se obtienen similares TR en dos condiciones de señalización (señalizado vs no señalado), sería difícil saber si la ausencia de diferencias se debe a que la IOR está realmente ausente o a que está presente pero neutralizada por otro efecto que ocurre al mismo tiempo (ver Klein, 2000).

Además de las técnicas neurofuncionales referidas más arriba, se ha generado una amplia investigación de los PE relacionados con la IOR, debido a su baja invasividad y a su alta resolución temporal (ver Tabla 1). El estudio de las diferencias en la amplitud de las ondas relacionadas con la señalización permite comprender varios momentos del procesamiento de la información, desde la percepción de los estímulos hasta la generación de una respuesta vinculada a ellos. En el contexto de estudio de la IOR, principalmente se ha explorado la actividad electrofisiológica mediante PE asociados a la presentación del *target*, comparando los trazados obtenidos ante los ensayos en los que son señalizados frente a aquéllos en los que

no lo son, como veremos en los siguientes párrafos. Algunos trabajos, aunque en menor medida, también se han centrado en los PE relacionados con los *cues* (como es el caso de Amenedo et al., 2014; Chica, Lasaponara, Lupiáñez, Doricchi y Bartolomeo, 2010b) o con la respuesta (LRP, por ejemplo en Amenedo et al., 2014; Prime y Ward, 2004, 2006).

A continuación se tratará de recoger los resultados de investigaciones previas sobre los PE relativos a los *targets*, en los que se centrará esta tesis. Principalmente, será de nuestro interés explorar cómo la señalización espacial y no espacial, y sus posibles interacciones con otros efectos (compatibilidad espacial estímulo-respuesta y asimetrías visuales) afectan a los PE relacionados con el procesamiento en las áreas visuales (en concreto, las variaciones en P1 y N1) y a los asociados a otros procesos postperceptivos de propósito más general (reflejados, entre otras ondas, por la onda P3). Se recogerán también los resultados encontrados en las ondas diferenciales, extraídas a partir de la diferencia entre los ensayos señalizados y los no señalizados que, dependiendo de su latencia y su topografía, se han vinculado frecuentemente con la aparición de la IOR.

1.6.2.1 P1

La onda P1 se ha relacionado con el procesamiento de la información en las áreas visuales extraestriadas de la corteza cerebral (para revisiones, ver Luck, Woodman y Vogel, 2000; Satel, Hilchey, Wang, Story y Klein, 2013). Se ha demostrado que su amplitud varía en función de la atención, habiéndose encontrado incluso variaciones relacionadas con la guía atencional en memoria de trabajo (con un efecto semejante en N1, ver Tan, Zhao, Wu, Wang, Hitchman, et al., 2014). Anatómicamente, mediante IRMf, se ha vinculado la actividad de la fase temprana de P1 con la corteza extraestriada dorsal, en el giro occipital medial, mientras que el origen de su fase tardía parece encontrarse en la corteza extraestriada ventral del giro fusiforme (Di Russo, Martínez, Sereno, Pitzalis y Hillyard, 2001).

A raíz de los estudios realizados empleando el paradigma de señalización visuoespacial de Posner (1980), la relación de esta onda con la IOR ha recibido mucha atención en el ámbito psicofisiológico, aunque los resultados obtenidos han sido en muchos casos contrapuestos (ver Tabla 1). Así, en algunos estudios se han observado modulaciones en la amplitud de P1 relacionadas con los efectos conductuales de la señalización espacial: reducciones de su amplitud asociadas a un enlentecimiento de los TR en ensayos con IOR (McDonald et al., 1999; Prime y Jolicoeur, 2009b; Prime y Ward, 2004, 2006 –experimentos 1, discriminación de la localización, y 3, *go/nogo*–; Tian y Yao, 2008; Tian, Chica, Xu y Yao, 2011a; Tian, Klein, Satel, Xu y Yao, 2011b) y una mayor amplitud junto con una reducción de los TR en los ensayos con facilitación (Hopfinger y Mangun, 1998, 2001; Tian et al., 2011a). En Tian y Yao (2008), además, se estimaron las fuentes neurales de P1 mediante LORETA, encontrándose en la corteza extraestriada (Tian y Yao, 2008), en línea con los resultados de localización anatómica que encontraron Di Russo et al. (2002). Estando involucradas estas áreas de la corteza, la reducción de P1 (junto con el aumento de los TR) en los ensayos con IOR parece implicar una inhibición del procesamiento visual de los estímulos. Dado que esta inhibición se debió a la señalización periférica de los *targets*, en este conjunto de estudios, en general, se ha considerado que la reducción de P1 es un correlato neural de la IOR (Prime y Ward, 2006; Wascher y Tipper, 2004).

Sin embargo, en otro buen número de estudios (ver Tabla 1) las modulaciones de P1 no estuvieron relacionadas con el efecto en los TR, encontrándose variaciones de amplitud

(principalmente reducción) ante *targets* señalizados, independientemente de que el efecto en los TR fuese inhibitorio o facilitatorio o, incluso, de que los TR no estuviesen afectados (Eimer, 1994; Chica y Lupiáñez, 2009; Doallo, Lorenzo-López, Vizoso, Rodríguez Holguín, Amenedo et al., 2004; Martín-Arévalo, Chica y Lupiáñez, 2014; McDonald, Hickey, Green y Whitman, 2009 -sin efectos en P1-; Hopfinger and Mangun, 1998 -con reducción de P1 sin efecto conductual-; Satel, Wang, Hilchey y Klein, 2012 -sin efectos en P1-; Satel et al., 2013, 2014; Van der Lubbe, Vogel y Posma, 2005 -con incremento de P1 en la tarea de discriminación-; Wascher y Tipper, 2004). Incluso grupos que anteriormente habían observado modulaciones de P1 que llevaron a considerar a esta onda un correlato neural de la IOR, posteriormente no obtuvieron resultados similares. En este sentido es llamativa la ausencia de efectos sobre P1 en McDonald et al. (2009) y Satel, Wang, Hilchey y Klein (2012). Teniendo en cuenta las características propias de cada diseño, puede ser posible que la modulación de P1 esté afectada por el curso temporal de la señalización, ya que en ambos estudios los CTOA empleados fueron superiores a los empleados en los estudios previos, con valores por encima de los 1000 ms (ver Tabla 1). Estas diferencias en los resultados parecen indicar que la reducción de P1 no esté ligada a la IOR en sí misma, sino que podría estar relacionada con el efecto de la atención sobre mecanismos sensoriales/perceptivos, como se señala de forma extendida en los trabajos citados, que se produce siempre que se dedican recursos de atención a un estímulo visual. En cuanto al papel de la señalización en estos procesos perceptivos, dos líneas de investigación han profundizado en su relación con P1. En primer lugar, Chica y Lupiáñez (2009), encontraron que la reducción de P1 seguía produciéndose incluso cuando la orientación endógena de la atención se llevaba a la localización señalizada, lo que indicaría que la orientación endógena no previene la disminución del procesamiento del *target*. La reducción de P1 debida a la aparición de *cues* periféricos, fue interpretada por los autores como un coste de detección (según el modelo trifactorial de Lupiáñez, 2010), lo que estaría de acuerdo con la evidencia experimental aportada por los estudios citados en los que existe independencia entre la reducción de esta onda y efecto de la señalización sobre el TR (Martín-Arévalo et al., 2014). En segundo lugar, las reducciones en P1 se relacionaron con la señalización periférica, más que con la manifestación conductual de tal señalización.

En Satel et al. (2012), para intentar aclarar la implicación de P1 en la IOR, se exploraron los efectos de la señalización periférica mediante la manipulación de coordenadas retinotópicas y espaciotópicas, intercalando un movimiento ocular entre el *cue* y el *target*. Con este diseño hallaron que la emisión de un movimiento ocular prevenía la modulación del componente, puesto que no se encontraron diferencias en P1 en ningún caso, aunque se encontrase IOR en los resultados conductuales. En un estudio posterior del mismo grupo (Satel et al., 2013) se encontró que la relación entre las modulaciones en P1 y la IOR únicamente ocurrieron cuando no se permitió el movimiento ocular. Los autores sugieren que los cambios en la amplitud de P1 ocurren a nivel perceptivo, distinguiendo una IOR oculomotora de una IOR perceptiva o atencional (Satel et al., 2013, de acuerdo con lo encontrado en Taylor y Klein, 2000). Por último, Satel, Hilchey, Wang, Reiss y Klein (2014) combinaron, en esta misma línea de investigación, la señalización central y periférica con la producción o no de movimientos oculares, encontrándose que P1 no mostró modulaciones con señales centrales, a pesar de que también se obtuvo IOR en esta condición. Los autores concluyen que las modulaciones en P1 tienen más relación con la señalización periférica que con los resultados conductuales de la señalización, de forma convergente con la interpretación de Chica y Lupiáñez (2009) y, de forma más general, de acuerdo con la disociación entre P1 e IOR referida más arriba. A modo de conclusión, según la evidencia acumulada hasta ahora, la

implicación de P1 en los mecanismos neurales de la IOR no está clara, siendo más probable que las modulaciones en la amplitud de este componente en situaciones en las que se manipula la señalización periférica se asocie a los efectos más genéricos que la atención tiene sobre el procesamiento en áreas extraestriadas.

1.6.2.2 N1

N1 es una onda de los PE visuales cuya amplitud se ve modulada por los efectos de la atención, habiéndose encontrado mayor amplitud de la onda cuando se presta atención a estímulos relevantes (Luck, Heinze, Mangun y Hillyard, 1990; Luck et al, 2000). Este efecto se observa incluso con la presentación de estímulos que son mantenidos en memoria de trabajo, lo que podría suponer una influencia de la memoria en la captura atencional (Tan et al., 2014). Además de los efectos de la atención, las variaciones en la amplitud de N1 también se han relacionado con tareas que requieren la discriminación entre estímulos (Mangun y Hillyard, 1991). Concretamente, estos autores encontraron que, en comparación con las tareas de detección, cuando se requiere la discriminación de características del estímulo relevante (como el color o la forma), se observan mayores amplitudes de N1 en electrodos posteriores. Dado que el aumento de amplitud de N1 se ha encontrado independientemente de la emisión de una respuesta, este cambio estaría vinculado a procesos discriminativos propiamente dichos (Vogel y Luck, 2000). Como indica este mismo estudio, la mayor amplitud también fue independiente de la dificultad de dicha discriminación, por lo que se podría descartar un posible efecto de la carga perceptiva.

En cuanto a las fuentes neurales de esta onda, se han diferenciado tres componentes mediante IRMf, con diferentes latencias y orígenes anatómicos: N1a, con una latencia de 145-155 ms y origen en la corteza parietal superior, cerca de la parte más dorsal del SIP; N1b (160-165 ms), con origen en la corteza occipital ventral; y N1c, con pico entre 180 y 190 ms y origen en el SIP. En todos los citados componentes se aprecia organización retinotópica, por lo que es una onda que anatómicamente se ha relacionado con aspectos visoespaciales de la atención (Di Russo et al. 2002; Di Russo, Stella, Spitoni, Strappini, Sdoia et al., 2012). Hopf, Vogel, Woodman, Heinze y Luck (2002) localizaron mediante MEG la fuente de la actividad asociada al procesamiento discriminativo de N1 en la corteza occipito-temporal inferior, con una latencia de pico de 150 ms.

En cuanto al efecto en N1 debido a la señalización, los estudios realizados muestran efectos divergentes. En algunos experimentos se ha encontrado aumento de N1 en las condiciones de señalización espacial, tanto en los que se ha hallado el efecto de IOR en los TR (Tian and Yao, 2008), como en los que no mostraron diferencias conductuales entre condiciones (Eimer, 1994; McDonald et al., 1999). En otros estudios se ha encontrado disminución de la amplitud de N1 en los ensayos señalizados y asociados a IOR, principalmente en tareas de discriminación con *cue-back* (Amenedo et al., 2014; Prime y Ward, 2004, 2006; Prime et al., 2006; Prime y Jolicoeur, 2009a, 2009b). Por último, otros experimentos han referido que las modulaciones de N1 fueron independientes de los efectos de la señalización (Martín-Arévalo et al., 2014; Satel et al., 2012; Satel et al., 2014; Van der Lubbe et al., 2005; Wascher y Tipper, 2004) o que no se encontraron diferencias en esta onda en función de la señalización (Hopfinger y Mangun, 1998; McDondald et al., 2009; Tian et al., 2011).

El hecho de que las modulaciones de N1 se hayan encontrado disociadas de los efectos de la señalización en algunos estudios parece indicar que N1 no está relacionada directamente con el efecto conductual de la IOR, aunque sí podría guardar relación con alguna de las características de la tarea. En Prime y Ward (2006) se sugieren tres posibles factores del diseño a los que podría deberse la reducción de la amplitud de N1 que ellos encontraron: el empleo de *cue-back*, la disposición vertical de los estímulos y los CTOA largos (de 900 o 1200 ms). Prime y Jolicoeur (2009b) confirmaron que la presencia de un *cue-back* puede ser clave para encontrar la reducción en N1, dado que la reducción de N1 sólo se produjo en su presencia (y cuando conductualmente también se registraba IOR).

Por otro lado, atendiendo esta vez el aumento de N1 (y P1) encontrado ante estímulos en la localización atendida (p. ej. Mangun, 1995), la reducción de la N1 de los experimentos de Prime y colaboradores podría explicarse por la inhibición de la atención visual que provocaría la señalización en la actividad en la corteza occipital. Otra posibilidad, extendiendo la observación de Prime y Ward (2006), sería que en sus tareas es necesaria la discriminación entre estímulos, mientras que en los estudios en los que no se encontró relación entre N1 e IOR se emplearon tareas de detección. Como se ha señalado, la discriminación es un proceso relacionado con la reducción de N1, por lo cual una explicación alternativa podría tener que ver con la propia discriminación, necesaria en los experimentos del equipo de Prime en los que se requería diferenciar la identidad de los estímulos para responder (Amenedo et al., 2014; Prime y Jolicoeur, 2009a -tarea *go/nogo*-, 2009b; Prime y Ward, 2004, 2006).

Sin embargo, en los estudios posteriores en los que se emplearon tareas de discriminación, los efectos de la señalización sobre la amplitud de N1 no parecen apuntar a una relación directa entre esta onda y la IOR. En la tarea de discriminación de la identidad de Martín-Arévalo et al. (2014) se empleó un CTOA de 500-700 ms (más breve que los referidos por Prime y Ward, 2006, y Prime y Jolicoeur, 2009b), disposición horizontal de los estímulos y ensayos con y sin *cue-back*. Si bien en este estudio el *cue-back* fue clave a nivel conductual, encontrándose IOR con *cue-back* y facilitación sin él, sólo se encontró aumento de amplitud ante facilitación, no habiendo ninguna diferencia en N1 debida a la señalización en los ensayos con *cue-back* (en los que sí hubo IOR). Por tanto, no se encontró reducción de N1 a pesar de ser una tarea de discriminación, con *cue-back* y con mayores TR en las condiciones señalizadas. Con otra tarea de discriminación, en este caso de localización (Satel et al., 2014), se emplearon ciertos parámetros diferentes a los empleados por Prime y colaboradores. Se empleó un CTOA más breve (900 ms, el valor más bajo en los estudios de Prime y Ward, 2004, 2006), la señalización podía ser central o periférica y no se empleó ni *cue-back* ni disposición vertical de los estímulos. En este caso se encontró un aumento de los TR con ambos tipos de señalización, si bien fue mayor con la señalización periférica, acompañada de una reducción ipsilateral de N1 (pero no con señalización central). Estos resultados indican que, si bien se han observado modulaciones de la amplitud de N1 en presencia de la IOR, tales variaciones parecen estar más relacionadas con el tipo de señalización que con la IOR en sí misma.

A modo de resumen, se ha encontrado que, de haber modulaciones de la amplitud de N1 asociada a la señalización espacial, éstas se observan generalmente cuando se emplean tareas de discriminación, y no cuando simplemente se requiere la detección del estímulo.

1.6.2.3. P3

La onda P3 se ha estudiado frecuentemente con tareas en las que se manipula la probabilidad de aparición de los estímulos (paradigma Oddball) y su relevancia para la tarea (Donchin, 1981). Es una onda compleja, tanto por su caracterización tanto funcional como fisiológica. Así, dentro de P3 se distinguen tradicionalmente dos componentes, con latencia y generadores corticales diferenciados: un componente temprano (P3a), relacionado con la atención durante la ejecución de una tarea, dirigido por estímulos (con un importante peso de la novedad sobre el incremento de su amplitud) y cuyo origen está en regiones frontoparietales (incluyendo IFG); el segundo componente (P3b) se registra en zonas más posteriores, temporo-parietales, y está relacionado con la discriminación de estímulos y con los procesos de memoria sobre la información sensorial percibida (para una revisión ver Polich, 2007). Se ha interpretado la función de estos procesos como una actualización del contexto, entendiéndose como la renovación de la información almacenada en la memoria de trabajo cuando se presenta un estímulo relevante y no esperado (Donchin, 1981; Polich, 2007). Cercana a la hipótesis de actualización de contexto, se le ha atribuido a P3 una función en el procesamiento perceptivo y en el vínculo de tal percepción con la respuesta. En este sentido, se considera esta actividad en memoria de trabajo una monitorización del procesamiento de la información proveniente del entorno, de modo que la clasificación que se haya hecho sobre los estímulos esté conduciendo a emitir una respuesta adecuada a ellos (Verleger, Jaśkowski y Wascher, 2005).

Esta onda se ha encontrado vinculada también a procesos inhibitorios cuando se emplean tareas que requieren orientación de la atención o inhibición de respuesta (para una revisión reciente, ver Tian et al., 2014). Principalmente, se ha relacionado con funciones motoras (cuya base neural sería la corteza cingulada medial) y, por otro, con las funciones ejecutivas, relativas a los estadios superiores de procesamiento en la corteza frontal, como la toma de decisiones o la manipulación de información en memoria de trabajo, entre otras.

La IOR no parece relacionarse con las modulaciones en P3 (ver Tabla 1), habiéndose encontrado en unos casos un incremento de su amplitud (Chica y Lupiáñez, 2009 -sólo en la tarea de detección-; McDonald et al., 1999; Prime y Jolicoeur, 2009b), reducción en otro caso (Prime y Jolicoeur, 2009a -sólo en la condición *nogo*-) y en otras ocasiones ausencia de efectos, incluso a pesar de encontrar enlentecimiento de los TR (Chica y Lupiáñez, 2009 -tarea de discriminación-; Martín-Arévalo et al., 2014). Si bien esta variabilidad parece evidenciar que no existe una relación directa entre la amplitud de la onda y el efecto conductual de la IOR (Eimer, 1994; Zhang, Zhou y Zhang, 2012), las variaciones podrían tener que ver con otros factores manipulados, como el diseño de la tarea o la propia señalización. Teniendo en cuenta estos dos aspectos, por un lado se ha encontrado generalmente que las tareas de detección mostraron aumento de P3 en las condiciones señalizadas, independientemente del efecto de la señalización en los TR (Chica y Lupiáñez, 2009; Hopfinger y Mangun, 2001; McDonald et al., 1999; Tian et al., 2011 -sólo en la condición de búsqueda en paralelo-; aunque ver Tian, et al., 2011, con un diseño más complejo, en el que se encontró una reducción de P3 en la condición de búsqueda visual en paralelo). Por otro lado, en las tareas de discriminación y *go/nogo* las modulaciones no parecen guardar una coherencia, encontrándose en unos casos aumento (ver en Tabla 1 Hopfinger y Mangun, 2001; Martín-Arévalo et al., 2014; Prime y Jolicoeur, 2009b; y Tian y Yao, 2008) y en otros reducción (Chica y Lupiáñez, 2009; Eimer, 1994; y Prime y Jolicoeur, 2009a). En el artículo de Chica y Lupiáñez (2009) se apunta una posible causa que pueda

explicar estas diferencias. En su diseño se empleó una tarea de detección y otra de discriminación de la identidad, en las que se combinó la señalización exógena (mediante presentación de un *cue* en una localización) y endógena (con una condición predictiva cuando *cue* y *target* coincidían en el 75% de los ensayos, y otra contrapredictiva cuando coincidían solamente el 25% de las ocasiones). Con la condición predictiva se encontró una menor amplitud de P3 en localizaciones señalizadas, si bien no se encontró IOR en ninguna de las tareas (sin diferencias en TR en la tarea de detección y facilitación en la tarea de discriminación). Por el contrario, con la condición contrapredictiva se encontró IOR en ambas tareas, pero sólo en la tarea de detección se encontró un aumento de P3 ante *targets* señalizados exógenamente. Como indican en su artículo, aunque la señalización exógena puede tener algún efecto sobre P3, en este caso parece que los efectos sobre su amplitud se relacionan principalmente con la atención endógena (predictivo vs contrapredictivo), más que con la inhibición por señalización exógena.

A pesar de que en algunos casos se haya relacionado con la facilitación el incremento de amplitud de esta onda (Martín-Arévalo et al., 2014; Hopfinger y Mangun, 1998, 2001), la débil evidencia de una relación entre P3 y los efectos de la señalización exógena en los TR no parece indicar que esta onda sea un buen marcador de los procesos involucrados en la IOR. Los cambios de amplitud observados en P3 cuando se encontró IOR conductual estarían relacionados más posiblemente con procesos postperceptivos (Prime y Jolicoeur, 2009b) o con procesos relativos a la resolución de la tarea, como la toma de decisiones o la vinculación de la percepción y la respuesta ante los estímulos (Martín-Arévalo et al., 2014; McDonald et al., 1999; Tian y Yao, 2008).

1.6.2.4 Ondas Diferenciales

Varios estudios psicofisiológicos sobre los correlatos de PE de la IOR han encontrado diferencias de amplitud que no coinciden con las ondas descritas hasta aquí, sino que se producen en tramos del trazado comprendidos entre las ondas y que se traducen en incrementos de la negatividad (o deflexiones negativas) o de la positividad (deflexiones positivas) asociadas a la IOR. Para el análisis de estas modulaciones en los PE, se suelen mostrar estos segmentos del trazado en forma de onda diferencial, sustrayendo los valores de amplitud de la condición no señalizada de los de la condición señalizada. Esta sustracción permite distinguir las ‘diferencias negativas’ (Nd, del inglés *Negative difference*) o ‘positivas’ (Pd, *Positive difference*) halladas en las diferentes latencias y topografías, que se han observado en un número importante de estudios en este contexto. En la modalidad visual, las ondas diferenciales fueron estudiadas por primera vez con tareas de señalización por Eimer (1993), en cuyo estudio se emplearon *cues* centrales. Se encontró una negatividad en los ensayos válidos, comenzando sobre los 180 ms tras el *target*, y se equiparó a la Nd de la modalidad auditiva (Näätänen, 1982), que refleja el mayor procesamiento de los estímulos atendidos. Para abordar la descripción de las ondas diferenciales descritas en el marco de la investigación sobre la IOR, se separarán en dos grupos, determinados fundamentalmente por su latencia y por el significado que se les ha atribuido con respecto al procesamiento de la información.

En primer lugar se encuentran las ondas diferenciales más tempranas, en el rango de P1-N1: Eimer (1994) (Nd₁, 130-180 ms), McDonald et al. (1999) (Nd posterior, 120-200 ms) y Wascher y Tipper (2004) (Nd150). El comienzo de estas Nd se encuentra en el rango de los 120-140 ms y no exceden los 200 ms (salvo en el segundo experimento de McDonald et al.

(1999), en el cual la duración de la Nd llegó hasta 290 ms, abarcando también el rango de latencia de P2). La distribución de estas negatividades fue parieto-occipital, con la excepción de Wascher y Tipper (2004), donde la distribución fue en áreas anteriores. En este último caso la diferencia puede ser debida a que el análisis se realizó incluyendo electrodos desde áreas frontales hasta parietales, si bien los máximos se encontraron en localizaciones posteriores, y los autores sugirieron que esta onda podría ser la misma que la Nd de McDonald et al. (1999). Tanto por los valores de latencia como por su topografía, estas Nd se relacionaron en todos los casos con el procesamiento en la corteza visual de los estímulos atendidos, de modo similar a las variaciones en P1 y N1, sin encontrarse una relación directa con los efectos inhibitorios de la señalización.

En segundo lugar estarían las Nd en el rango de P2-N2-P3 (ver Tabla 1), que se encontrarían aproximadamente entre los 200 y los 300 ms (Amenedo et al., 2014; Eimer, 1994; Martín-Arévalo et al., 2014; Prime y Ward, 2004, 2006; Prime y Jolicoeur, 2009b; Tian et al., 2011a -Pd200, Nd240 y Nd280-; Satel et al., 2014; Wascher y Tipper, 2004 -Nd250, Nd310-). En cuanto a la relación con los efectos de la señalización, Eimer (1994) encontró una segunda Nd (referida como Nd₂) ante ensayos válidos, que mostró mayor amplitud con *cues* predictivos (aunque presente también con señalización no predictiva). Dado que conductualmente se encontraron menores TR, se sugirió que esta Nd era debida a un mayor procesamiento de los estímulos válidamente señalizados. Posteriormente, Wascher y Tipper (2004) describieron en este rango de latencia una Nd con resultados similares (Nd250, parietal, contralateral). Esta Nd se encontró reducida en las condiciones donde tuvo mayor efecto la IOR, con mayor amplitud ante facilitación. Según estos datos, la Nd250 estaría reflejando procesos relativos a la facilitación, que compensasen el efecto de la IOR. Prime y Ward (2004, 2006), y más adelante Prime y Jolicoeur (2009b), basaron la interpretación de sus resultados en estas propuestas. En la primera investigación (Prime y Ward, 2004), vincularon la Nd encontrada con la del experimento de McDonald et al. (1999) (ver párrafo anterior), relacionada con procesos perceptivos o de decisión. A pesar de que posteriormente se encuentra Nd junto con IOR (Prime y Ward, 2006), se atribuye la aparición de la Nd a posibles mecanismos compensatorios, siguiendo la propuesta sobre la Nd250 de Wascher y Tipper (2004). Sin embargo, en Prime y Jolicoeur (2009b) existe una relación inversa entre la magnitud de Nd y el efecto de la inhibición, por lo que la interpretación de que la Nd no está vinculada a la IOR parece adecuarse a los resultados.

En este punto, podría considerarse un caso particular de onda diferencial la IIN (*ipsilateral invalid negativity*), descrita por Hopfinger y Mangun (2001) en el rango de 200-250 ms. No se puede considerar propiamente una Nd ya que no se realiza la sustracción, pero la comparación es exactamente igual entre las condiciones de señalización. Con un CTOA corto (facilitación), el trazado es más negativo en las condiciones inválidas (correspondería con una Pd en la sustracción) en localizaciones parietales y temporales, ipsilaterales a la localización del *target* (es decir, cuando *cue* y *target* no compartieron localización). Por el contrario, con un CTOA largo (IOR) no se encontraron diferencias de amplitud. Dado que se registró en electrodos ipsilaterales al *target* pero contralaterales al *cue* (primera localización atendida), se propuso que la IIN está relacionada con el proceso de desenganche atencional (Posner et al., 1984), una operación que sólo sería necesaria cuando los estímulos no aparecen en la misma localización. La ausencia de IIN con CTOA largos se explicaría porque el desenganche en estos casos no sería necesario, ya que la atención podría haber decaído o estar siendo inhibida en esa localización.

Por otra parte, una serie de experimentos han relacionado las ondas diferenciales en esta latencia con la IOR. De las tres ondas diferenciales analizadas en Wascher y Tipper (2004), la más tardía y cercana a la respuesta, Nd310, fue relacionada con la aparición de la IOR conductual. Esta onda se interpretó como una mayor necesidad de procesamiento para compensar la inhibición producida en la localización señalizada. Posteriormente, Tian et al. (2011a), identificaron tres ondas diferenciales relacionadas con la IOR (Pd200, Nd240 y Nd280). Pd200, la única positividad diferencial vinculada al efecto conductual, se encontró en áreas parietales (en SLP y giro poscentral derecho); Nd240 se encontró relacionada con áreas más anteriores (giro frontal medial bilateral y CCA); Nd280, también bilateralmente, se relacionó con la actividad en el giro temporal superior, giro supramarginal y giro parietal inferior. En este rango temporal (entre los 200 y los 300 ms), Satel et al. (2012) encontraron que la Nd estaba implicada en la IOR cuando las coordenadas atencionales eran espaciotópicas. Además del rango temporal, la Nd310 (Wascher y Tipper, 2004), la Nd en Satel et al. (2012) y la Nd280 de Tian et al. (2011a) compartieron la distribución parietal y occipital¹⁰ y variaciones coherentes con el efecto de la señalización en los resultados conductuales. En un trabajo reciente, Satel et al. (2014) relacionaron con la IOR el aumento en la amplitud de la Nd, tanto en señalización central como periférica, especialmente en electrodos contralaterales a los estímulos (a diferencia de P1 y N1, que sólo mostraron diferencias en su amplitud con la señalización periférica). En conjunto, estos resultados parecen sugerir que Nd podría ser un marcador de los procesos involucrados en la generación de la IOR, si bien la discusión sigue abierta al respecto.

1.7 IOR Y ASIMETRÍAS VISUALES VERTICALES

Se ha observado que el coste de TR debido a la señalización puede extenderse sobre el hemisferio visual (*Visual Field*, VF) donde se presenta un estímulo, ya sean hemisferios horizontales o verticales (Bennett y Pratt, 2001; Berlucchi, Tassinari, Marzi y di Stefano, 1989; Wascher y Tipper, 2004). Por otra parte, los estímulos dispuestos sobre el meridiano vertical permitirían una tarea libre de la influencia de conflictos de compatibilidad espacial estímulo-respuesta, mostrándose este diseño válido para encontrar IOR espacial (Prime y Ward, 2006).

En la mayoría de las tareas en la presente tesis se ha empleado una disposición vertical de los estímulos (tratando de evitar los efectos de incompatibilidad estímulo-respuesta), por lo que será importante tener en cuenta que ciertas diferencias en los efectos observados pueden deberse a la presentación de los estímulos en el hemisferio visual superior (*Upper Visual Field* –UVF-) o en el inferior (*Lower Visual Field* -LVF-). Es conocido que existen asimetrías en el procesamiento dependientes del VF (para una revisión reciente ver Karim y Kojima, 2010), que normalmente se traducen en mejores resultados de ejecución en el LVF (Danckert y Goodale, 2001; Levine y McAnany, 2005; McAnany y Levine, 2007), en aspectos tales como la sensibilidad al contraste (Cameron et al., 2002; Carrasco et al., 2002), la resolución espacial (Carrasco et al., 2002; Rezec y Dobkins, 2004), la resolución atencional¹¹ (He,

¹⁰ Aunque no se ha hecho la misma interpretación de los resultados, la distribución topográfica temporo-occipital es también coincidente en este caso con Prime y Ward (2004, 2006), Prime y Jolicoeur (2009b) y Wascher y Tipper (2004), si bien en este último los electrodos más posteriores analizados fueron parietales.

¹¹ He et al. (1996) exponen el concepto de resolución atencional como la separación entre dos estímulos con la que pueden ser aislados por la atención (por ejemplo, dada una matriz de puntos, la resolución sería la

Cavanagh e Intriligator, 1996), la capacidad de orientación (Raymond, 1994) o el procesamiento del color (Levine y McAnany, 2005).

Además de las diferencias descritas sobre la ejecución conductual, también en estudios con PE es crucial tener en cuenta que se pueden presentar diferencias electrofisiológicas debidas directamente al hemicampo de estimulación (por ejemplo, Chica, et al., 2010b), sobre todo en componentes visuales tempranos. Así, en el LVF se han encontrado mayores amplitudes de los potenciales evocados visuales (Fioretto et al., 1995) y mayor activación en las áreas visuales primaria y secundaria ante inversión de damero (Portin et al., 1999). Incluso se ha encontrado que la detección de cambios no atendidos (mediante el registro del potencial de disparidad visual) en el color (Czigler et al., 2004) y en la dirección del movimiento (Amenedo et al., 2007) mejora en el LVF. Se ha descrito, además, una reducción de la amplitud de P1 y un incremento de la de N1 en LVF, invirtiéndose este patrón en el UVF, así como un mayor incremento en P1 debido a la atención en el UVF. Por el contrario, componentes como N2 o P3 no mostraron estas diferencias (Qu, Song y Ding, 2006). Se ha propuesto que estos patrones pueden ser debidos a la orientación del tejido cerebral que en cada caso sea fuente de las señales registradas, dependiendo de dónde se presente el estímulo (Di Russo et al., 2001; Chica et al., 2010b). Además de la orientación de estas áreas, en ciertas estructuras cerebrales relacionados con fases tempranas del procesamiento visual se ha encontrado que hay sutiles diferencias a favor del LVF, como sucede en el núcleo geniculado lateral, V1 y MT (Karim y Kojima, 2010). Como también se recoge en la misma revisión, estímulos en el LVF produjeron ondas N1 ligeramente más tempranas que los presentados en UVF. Liu et al. (2006) encontraron que en las áreas visuales V1 y V2, donde la representación de los estímulos es retinotópica, se podía observar una ligera predominancia de procesamiento a estímulos presentados en el LVF.

Así pues, el empleo de tareas que impliquen la IOR y una disposición vertical de los estímulos permitiría evitar efectos de compatibilidad E-R (como es el caso del efecto Simon), pero habría que tener en cuenta el hemicampo estimulado para interpretar correctamente los resultados. Por otra parte, el empleo de diseños horizontales (interacción IOR y efecto Simon) y verticales (asimetrías de los VF e IOR) permitiría explorar qué procesos se ven afectados en cada caso y cómo se manifiestan.

1.8 IOR Y COMPATIBILIDAD ESPACIAL ESTÍMULO-RESPUESTA (EFECTO SIMON)

En la mayor parte de los estudios sobre la IOR se ha empleado disposición horizontal de los estímulos. Con esta configuración se suele pedir a los participantes una respuesta de elección, que se asocia a la discriminación de una característica no espacial del *target* (forma, color, etc.). Para emitir dicha respuesta se emplea una u otra mano, en función de la decisión del participante en cada caso. Hoy día, tras el estudio pionero de Simon y Rudell (1967) está establecido que bajo tales circunstancias (denominadas en general ‘efecto Simon’) se observa una ralentización del TR en los ensayos en los que la localización del estímulo y la mano de respuesta son opuestos, a diferencia de aquéllos en los que localización del estímulo y mano de respuesta coinciden. Dado que la IOR parece tener algún componente relacionado con procesos de respuesta (ver, por ejemplo, Chica et al., 2010a) y que estos diseños combinan la

distancia mínima entre ellos a partir de la cual se puede desplegar el foco atencional sobre cada punto por separado, mientras que con distancias inferiores el conjunto de puntos se trataría como una textura).

ubicación del *target* y la mano de respuesta, es posible que se puedan producir interacciones entre el efecto de la IOR y la incompatibilidad espacial.

Mediante un meta-análisis realizado sobre datos procedentes de varios estudios conductuales, Ivanoff, Klein y Lupiáñez (2002) encontraron una interacción entre la IOR y el efecto Simon, de forma que la primera potenció el segundo. La conclusión general de este estudio fue que ambos comparten procesos de selección de respuesta, si bien se dejaron abiertas varias posibilidades de explicación, debido a la limitación que supone el análisis de las respuestas observables sin otras medidas de los procesos que median entre el estímulo y la respuesta.

En cuanto a la explicación del efecto Simon, el modelo del proceso dual (De Jong, Liang, y Lauber, 1994; Kornblum, Hasbroucq y Osman, 1990) ha sido uno de los modelos más extensamente asumidos. Este modelo postula que, cuando no hay coincidencia entre la localización del *target* y de la acción motora requerida, se crea una competición entre dos respuestas, una congruente con la localización del *target* (cuyo procesamiento se supone automático) y la respuesta que la propia tarea exige. Dentro de este modelo se pueden diferenciar, a grandes rasgos, dos modos en los que se podría establecer la relación de congruencia estímulo-respuesta (E-R): por un lado se encuentran las explicaciones que se basan en el cambio atencional, producido por la presentación de un *target* lateralizado, que haría que se primen las respuestas espacialmente congruentes con ese estímulo (por ejemplo, Nicoletti y Umiltà, 1989); por otro lado, las explicaciones no atencionales, que proponen que la relación de congruencia se establecería, bien mediante una asociación directa entre la localización del estímulo y la localización de la respuesta (por ejemplo en Kornblum et al., 1990), o bien por la congruencia entre los códigos (representaciones de la información espacial relativa a un evento) de la localización de la respuesta y los códigos de la presentación de los estímulos (para una revisión, ver Hommel, 2011).

En cuanto al sustrato neural de la incompatibilidad estímulo-respuesta, existen modelos neuroanatómicos que plantean que las áreas prefrontales están implicadas en los procesos de control cognitivo o ejecutivos (véase, por ejemplo, Miller y Cohen, 2001). Según el planteamiento general de estos modelos, ese control se ejerce tanto sobre los sistemas de atención como sobre los de respuesta. Así, las señales internas enviadas a los sistemas sensoriales y a las áreas de integración multimodal median el control de la atención, mientras que las enviadas al sistema motor regularían la selección de respuestas y el control inhibitorio. Sin la adecuada señal desde las áreas prefrontales a la estructura cerebral correspondiente, se activaría la vía de acción más frecuentemente utilizada, la más obligatoria o automática, como se observa en poblaciones en las que estas áreas están en vías de desarrollo (infancia-adolescencia), experimentando un mayor deterioro (vejez), o una lesión (pacientes con daño cerebral).

Puesto que el resultado de la combinación de la señalización espacial y de la incompatibilidad estímulo-respuesta es el incremento del efecto Simon debido a la IOR (Ivanoff, et al., 2002), para conocer las áreas que median los sistemas de atención y de respuesta implicados en la ambos efectos se ha empleado el registro de la actividad neural y el análisis de medidas derivadas de la misma. En este caso, el interés de estas medidas radica en las aportaciones al estudio de la relación de ambos efectos y de las interacciones entre las redes de orientación y ejecutiva. En el efecto Simon se ha encontrado mayor activación en las condiciones incongruentes frente a las congruentes en la CCA (relacionada con la monitorización del conflicto y que modula la corteza parietal posterior, CPP, como guía hacia

la información relevante para la tarea), CPFDL, precúneo y el área motora suplementaria, como se recoge en Wang, Fuentes, Vivas y Chen (2013). En este trabajo, se presenta una investigación empleando IRMf en la que se pusieron en relación las bases neurales del efecto Simon (red ejecutiva) con las de la IOR (red de orientación). En sus resultados, cuando las condiciones señalizadas eran congruentes con la mano de respuesta, la representación espacial de la IOR y del efecto Simon eran compartidas por la CPP, encontrándose también mayor activación en el giro precentral superior izquierdo, relacionado con la ejecución motora. Los resultados sobre CPP encontrados con esta técnica son coherentes con los encontrados en experimentos anteriores, en los que mediante la EMT se interrumpió tanto el efecto Simon (Schiff, Bardi, Massironi, Basso y Mapelli, 2008, sobre CPP) como la IOR (Chica et al., 2011, en este caso con la estimulación de las áreas adyacentes SIP y UTP). Desde estos trabajos se sugiere, por tanto, que la CPP es el lugar donde puede darse la interacción entre ambos efectos.

En cuanto a la actividad registrada mediante PE, se ha encontrado que el efecto Simon afecta a las ondas P3 y LRP, mostrando en ambos casos latencias mayores ante ensayos incongruentes (para una revisión, ver Leuthold, 2011). En este caso, la onda P3 se vería afectada como reflejo del efecto de la incongruencia E-R en procesos que median entre el análisis de los estímulos percibidos y la iniciación de la respuesta (Verleger et al., 2005), mientras que la demora en la latencia de la LRP es una evidencia de que el efecto Simon está afectando a la fase de selección de la respuesta (Valle-Inclán, 1996).

Teniendo en cuenta los resultados expuestos, las tareas que empleamos implican la selección de dimensiones espaciales y no espaciales de los estímulos, haciendo que sean relevantes para la tarea, mientras se manipula la localización espacial de los estímulos y su correspondencia con la mano con la que se emite la respuesta (disposición vertical frente a horizontal). En la versión horizontal de la tarea base de la presente tesis en la que la dimensión espacial del target no es relevante y el sujeto debe emitir una respuesta con una u otra mano en función del color, es muy probable que puedan darse interacciones entre la IOR (correspondencia espacial entre el *cue* y el *target*) y la compatibilidad espacial entre el *target* y la mano de respuesta. Esto permitiría analizar tanto los datos conductuales como la actividad cerebral durante la combinación del efecto Simon con la IOR, con lo que se lograría profundizar en el conocimiento de su interacción y de la naturaleza de los procesos implicados en la misma.

Tabla 1. Relación de estudios de señalización que han empleado registro y análisis de PE ante el *target*. Si no se indica lo contrario, en los experimentos no se emplean ensayos *catch*¹², se pide mantener la fijación ocular central y la señalización es periférica y no predictiva. En los resultados conductuales se ofrece la diferencia de TR entre ensayos señalizados y no señalizados (con valores negativos para facilitación y positivos para IOR)

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
Eimer (1994)	Discriminación. Cada experimento incluye dos bloques: discriminación de la localización y discriminación de la identidad. -Exp. 1: 73,3% ensayos válidos -Exp. 2: <i>cues</i> no predictivos -Disposición horizontal -Sin <i>cue-back</i> -CTOA: 900 ms	Exp. 1: discriminación de la localización: -34 ms; discriminación de la identidad: -13 ms) Exp. 2: Ningún efecto significativo	P1: menor amplitud ante ensayos señalizados en ambos experimentos y ambas tareas N1: mayor amplitud ante señalizados en ambos experimentos, sólo en la tarea de discriminación de la identidad. Nd ₁ (130-180 ms): mayor negatividad en señalizados. En el exp.1, sólo en la tarea de discriminación de identidad; en el exp. 2, en ambas tareas. Nd ₂ (220-280 ms): en ambos exp., mayor negatividad ante señalizados. Mayor efecto en discriminación de la localización. P3: menor amplitud en señalizados en las tareas de discriminación de la	Reducción en P1 como inhibición del procesamiento sensorial de estímulos en localizaciones señalizadas. Nd ₁ y Nd ₂ se diferencian en latencia y topografía, por lo que podrían corresponder a procesos distintos. Aparecen ante ensayos señalizados, independientemente de la validez del <i>cue</i> . Podrían deberse a la selección o aumento del procesamiento sensorial de los estímulos atendidos, estando posiblemente relacionadas la modulación de N1 y Nd ₁ . La disminución en P3 podría deberse al solapamiento con una negatividad relacionada con un mayor procesamiento de estímulos atendidos.

¹² Ensayos exactamente iguales a los de señalización pero en los que no se presenta el estímulo que requiere una respuesta, y se instruye a los participantes a que no emitan respuesta alguna.

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
Hopfinger y Mangun (1998)	Discriminación de la identidad (longitud de barras)	CTOA 68-268 ms: -16 ms;	localización (en ambos experimentos).	La modulación en P1 (vinculado con la corteza extraestriada) por la señalización podría deberse a la IOR, dado que varía con el CTOA, pero no se ha podido observar IOR conductualmente. La ausencia de diferencias en P3 con CTOA largos indicaría falta de atención voluntaria al <i>cue</i> irrelevante para la tarea.
	-Disposición horizontal en UVF	CTOA 600-800 ms: ningún efecto		
	-Sin <i>cue-back</i> -CTOA: aleatorio, dos posibles rangos: 68-268/600-800 ms -20% ensayos <i>catch</i>	P3: con CTOA corto, mayor amplitud en señalizados.		
McDonald, Ward y Kiehl, (1999)	Detección	Exp. 1: CTOA 500-700 ms: 13,5 ms	P1: con CTOA largo, reducción de amplitud ante ensayos señalizados	Reducción de P1, la IOR reflejaría supresión en el procesamiento sensorial/perceptivo.
	-Disposición horizontal.	CTOA 900-1100 ms: 17,5 ms	N1: no se encuentra con CTOA largos. En los CTOA cortos, recogido en Nd.	Nd (en el rango de P1 y N1) como reflejo de un componente sensorial.
	-Sin <i>cue-back</i> -CTOA: aleatorio, dos posibles rangos: 500-700/900-1100 ms (exp. 1); 100-300/500-700 ms (exp. 2)	Exp. 2: interacción CTOA x señalización en TR: CTOA 500-700 ms: 13 ms CTOA 100-300 ms: -5,5 ms (n.s.)	Nd: con CTOA corto. En exp. 1: 120-200 ms entre el pico de P1 y N1; en exp. 2: 120-290 ms, engloba P1 y N1: central y parietal; en occipitales sólo en ipsilateral	
Exp. 2: presentación dicóptica de <i>cue</i> y <i>target</i>			P2 (occipital): exp. 1, menor en señalizados con CTOA corto; en exp. 2 menor en	Las modulaciones de P2 indicarían la influencia de la señalización en múltiples estadios del procesamiento de la información. El aumento de P3 refleja cambios relacionados con la decisión o con la respuesta. La

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
<p>ausencia de diferencias en exp. 2, sugiere que estos mecanismos no serían necesarios para la generación de la IOR.</p>				
Hopfinger y Mangun (2001)	Detección	CTOA 68-268 ms: -8 ms	CTOA 68-268 ms:	Aumento de amplitud debidos a la atención reflexiva: aumento en P1 debido al aumento del procesamiento sensorial; aumento en P3 procesamiento de un estímulo significativo. IIN relacionado con la captura y el desenganche de la atención, dado que se encuentra en no señalizados y contralateral al la localización del <i>cue</i> , de donde se debe desenganchar la atención.
	-Disposición horizontal en UVF	CTOA 600-800 ms: 13 ms	P1: mayor amplitud en válidos.	
	-Sin <i>cue-back</i>		P3: mayor amplitud en válidos.	
	-CTOA: aleatorio, dos posibles rangos: 68-268/600-800 ms		CTOA largo: sin diferencias.	
	-20% ensayos <i>catch</i>		Comparación entre ambos CTOA: IIN, <i>ipsilateral invalid negativity</i> (negatividad temporoparietal ipsilateral al <i>target</i> no señalizado, latencia entre 200-250 ms).	
Doallo, Lorenzo-López, Vizoso, Rodríguez Holguín, Amenedo, et al. (2004 y 2005)	Discriminación de la identidad (longitud de barras)	Señalización central informativa: -35 ms Periférica no informativa: -25 ms Periférica informativa: -15 ms	P1: con <i>cue</i> periférico informativo: aumento de la amplitud en señalizados válidos con CTOA de 100, reducción en 500 ms; con <i>cue</i> no informativo, reducción con CTOA de 300, 500 y 700 ms; sin efecto de validez en <i>cues</i> informativos centrales	La señalización central no afecta al procesamiento sensorial reflejado en P1. La captura de la atención por la señalización periférica mejora el procesamiento sensorial en dicha localización, pero el efecto desaparece al aumentar el CTOA.
	-Disposición horizontal			
	-Sin <i>cue-back</i>			
	-Tres condiciones de señalización: central informativa (75% ensayos válidos); periférica informativa (75% válidos) y	Sólo existe interacción validez x CTOA en TR en condiciones de señalización periférica	N1: con <i>cue</i> periférico	

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
	periférica no informativa (50% válidos) -CTOA: 100, 300, 500 y 700 ms	(en informativa, no hay significación en CTOA de 700 ms, en no informativa sólo en el CTOA de 100 ms es significativa).	informativo: mayor amplitud en válidos ipsilateral con CTOA de 300 ms; con <i>cue</i> periférico no informativo: mayor en válidos ipsilaterales con CTOA de 300 ms; con <i>cue</i> central informativo: validez x SOA: mayor amplitud en válidos con CTOA de 300 (ante estímulos ipsilaterales sobre electrodos temporales, parietales y occipitales derechos) y 500 ms (electrodos temporales, parietales y occipitales izquierdos).	son sensibles al CTOA (con <i>cues</i> periféricos, mayores efectos con CTOA de 300 ms, con un efecto más sostenido con <i>cues</i> centrales). Se diferencian de los efectos de la señalización en P1, más afectado por la señalización exógena, y N1, con modulaciones en relación con la validez de la señal.
Wascher y Tipper (2004)	Detección -Exp. 1: 2 posibles localizaciones, disposición horizontal -Exp. 2: 4 posibles localizaciones (5 cm a derecha e izquierda y 5 cm sobre y bajo la cruz de fijación). En relación con la localización señalizada, las que comparten hemisferio vertical u horizontal se denominan adyacentes (más cercanas a la señalización);	Exp. 1: Interacción señalización x CTOA: Señalización sostenida: CTOA de 100 ms: -10,2 ms; Señalización transitoria: CTOA de 50 ms: -23.6 ms CTOA de 100 ms: -15 ms CTOA de 350 ms: 19.2 ms CTOA de 900 ms: 30.6 ms	Exp. 1: Analizados los PE con CTOA de 100 (facilitación) y 900 ms (IOR). P1: menor amplitud ante válidos en ambos CTOA, independientemente del <i>cue</i> N1: ningún efecto (N180). Nd (analizado sólo CTOA de 900 ms): Nd150 (ipsilateral): no muestra ningún efecto de señalización.	Independencia entre modulaciones en P1 y N1 y resultados conductuales. P1 presenta efecto del gradiente espacial entre <i>cue</i> y <i>target</i> . Reflejaría supresión perceptiva. Nd150 como refractariedad sensorial, apareciendo en las localizaciones señalizadas pero no en adyacentes, independiente del tipo de <i>cue</i> usado. Nd250 reflejaría procesos

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
	<p>la localización opuesta no compartiría ningún hemisferio y estaría más alejada.</p> <p>-Sin <i>cue-back</i></p> <p>-CTOA: exp. 1: 50, 100, 350 o 900 ms; exp. 2: 900 o 2000 ms</p> <p>-Dos tipos de señalización: transitoria (el <i>cue</i> dura 50 ms) o sostenida (el <i>cue</i> dura hasta la aparición del <i>target</i>).</p> <p>-20% ensayos <i>catch</i></p>	<p>ms</p> <p>Exp. 2:</p> <p>CTOA de 900 ms:</p> <p>Señalizados: 24,1 ms</p> <p>Adyacentes: 6,3 ms</p> <p>CTOA de 2000 ms:</p> <p>Señalizados: 14,4 ms</p> <p>Adyacentes: 2,6 ms</p>	<p>Nd250 (contralateral): mayor amplitud con señalización sostenida.</p> <p>Nd310 (contralateral): casi ausente con señalización sostenida.</p> <p>Exp. 2 (sólo CTOA 900):</p> <p>P1: menor amplitud con menor distancia entre la localización del <i>cue</i> y del <i>target</i>.</p> <p>N1: ningún efecto.</p> <p>Nd: las 3 aumentan en localizaciones señalizadas.</p> <p>Además, Nd250 es la única que presenta un efecto con significación marginal en localizaciones adyacentes.</p>	<p>excitatorios (ausencia de IOR con <i>cues</i> sostenidos).</p> <p>Nd310: modulaciones coherentes con la IOR observada en TR. Correlato del incremento del procesamiento atencional para compensar la inhibición provocada por la IOR.</p>
Prime y Ward (2004)	<p>Discriminación de identidad ("+" o "x")</p> <p>-Disposición vertical</p> <p>-Con <i>cue-back</i></p> <p>-CTOA: de 900 a 1200 ms</p>	21 ms	<p>P1: reducido en señalizados</p> <p>N1: Reducido en señalizados</p> <p>Nd en electrodos parietales y occipitales ante señalización.</p>	<p>P1 indica inhibición de procesamiento sensorial temprano.</p> <p>La relación de la N1 con tareas de discriminación, indicaría que la inhibición de la atención ante estímulos señalizados provoca la reducción de N1.</p> <p>Nd reflejaría procesos perceptivos o de decisión</p>

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
Van der Lubbe, Vogel y Posma (2005)	Detección y discriminación de identidad	-Disposición vertical -Sin <i>cue-back</i> -CTOA: de 144, 188, 236, 588 y 940 ms -Sin marcos de referencia de aparición de estímulos	Detección: 34 ms Discriminación: -26 ms de media (sin diferencias en CTOA de 588 ms)	Las modulaciones en P1 parecen ser independientes del resultado conductual. En la tarea de discriminación, menores TR en UVF y la mayor amplitud de P1 reflejan una mejor percepción de los <i>targets</i> en esta posición.
			Análisis sólo para CTOA de 588 y 940 ms P1: en detección, reducción en señalizados; en discriminación, aumento de P1 en ensayos señalizados con CTOA de 588 ms. Con los CTOA largos, mayor P1 en UVF N1: con CTOA de 588 ms, mayor amplitud en la tarea de discriminación. Sin efectos significativos debidos a la señalización	
Prime y Ward (2006)	Exp. 1: Discriminación de localización	Exp. 1: 18 ms Exp. 2: 36 ms Exp. 3: 33 ms	P1: reducción en señalizados (menos en tarea de detección) N1: reducción en señalizados	La reducción de P1 reflejaría diferencias en el procesamiento perceptivo en corteza extraestriada.
	Exp. 2: Detección (14% <i>catch</i>) Exp. 3: Go/nogo (75% ensayos <i>go</i>) -Disposición vertical -Con <i>cue-back</i> -CTOA: de 900 y 1200 ms	Mayor número de errores en exp. 1 ante inválidos Mayor número de falsas alarmas ante inválidos en exp. 3	Nd: entre 204 y 244 ms (exp. 1), 224-264 ms (exp. 2) y 204-244 ms (exp. 3) Comparación <i>go-nogo</i> (en exp. 3): en <i>nogo</i> , menor N2 central en señalizados	

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
estímulos y CTOA largos.				
Nd como compensación de la inhibición asociada a la IOR				
Tian y Yao (2008)	Go/nogo -Disposición horizontal en UVF -Sin <i>cue-back</i> -CTOA: de 900 a 1200 ms	Sólo analizada condición <i>go</i> : 28 ms	P1: disminución de amplitud y menor latencia en señalizados N1: aumento de amplitud y menor latencia (contralateral) en ensayos señalizados N2: disminución de amplitud y latencia más temprana en ensayos señalizados <i>nogo</i> P3: latencia más tardía e incremento de amplitud en ensayos válidos <i>nogo</i>	N1 y P1 se relacionan mediante LORETA con modulación de la activación en áreas de la corteza extraestriada. Nogo: N2 y P3 modulados por la señalización y localizados en FEF. En conjunto, se interpreta como efectos inhibitorios de la señalización (IOR) tanto en los procesos sensoriales como en procesos relacionados con la respuesta.
McDonald, Hickey, Green y Whitman (2009)	Discriminación de la localización -Diseño <i>target-target</i> . El color del <i>cue-back</i> marca cuál es el <i>target</i> . Se responde a dónde aparece el <i>target</i> . -Disposición horizontal en LVF -CTOA: de 1000 a 1400 ms -1/3 de ensayos <i>catch</i>	Con una repetición de localización: 18 ms Con dos repeticiones de localización: n.s.	P1 y N1 no muestran diferencias debidas a la repetición de la localización. N2pc tiene amplitud reducida ante <i>targets</i> repetidos, pero no hay efectos con dos repeticiones de la localización del <i>target</i> .	Los efectos en P1y N1 podrían deberse a procesos sensoriales como la refractariedad. Los cambios en N2pc se vinculan con la IOR (como un fenómeno atencional). Fuentes neurales (BESA): giro lingual de los lóbulos occipitales (selección de los estímulos <i>target</i>) y la corteza parietal derecha (despliegue de la atención en el espacio). Al no registrarse diferencias de

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
				latencia por condición, se interpreta como reducción de la probabilidad del cambio atencional a localizaciones señalizadas, más que enlentecimiento del despliegue de la atención.
Chica y Lupiáñez (2009)	Detección y discriminación de la identidad -Disposición horizontal -Señalización periférica predictiva: un bloque predictivo (75% de coincidencia <i>cue-target</i>) y otro bloque contra-predictivo (25%) -Sin <i>cue-back</i> -CTOA: 1000 ms -20% ensayos <i>catch</i>	-Bloque predictivo: Detección: n.s. (0 ms) Discriminación: -18 ms -Bloque contra-predictivo: Detección: 44 ms Discriminación: 27 ms	P1: en localizaciones ipsilaterales. Reducción ante <i>targets</i> presentados señalizados P3: reducción ante <i>targets</i> en la localización esperada: en la condición predictiva, reducción ante señalizados en ambas tareas; en la contrapredictiva, reducción ante no señalizados sólo en la tarea de detección	Mientras que P3 es modulado principalmente por la expectativa creada por la señalización, la reducción de P1 por repetición de la localización se observa incluso cuando aparece en la localización esperada, (la IOR no se cancela por la orientación endógena de la atención). La IOR afecta a fases tempranas (P1) y tardías (P3) del procesamiento de los estímulos.
Prime y Jolicoeur (2009a)	Go/nogo -Disposición horizontal. -Exp. 1: 75% ensayos <i>go</i> ; Exp. 2: 25% ensayos <i>go</i> . -Con <i>cue-back</i> . -CTOA: 700 o 1100 ms	Exp. 1: 31 ms y más falsas alarmas en no señalizados Exp. 2: 17 ms	N1: reducción ante señalizados en la condición <i>go</i> en ambos exp. y en <i>nogo</i> en exp. 2 P2: menor ante señalizados <i>go</i> en exp. 1 N2: reducción en señalizados <i>nogo</i>	La reducción de N1 reflejaría la reducción de la razón señal-ruido. El origen de la N2 se ubica en CCA y se relaciona con el sistema de detección de conflicto. La validez del <i>cue</i> puede modular la N2, encontrando que el conflicto en

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
			P3: reducción en señalizados <i>nogo</i>	la selección de respuesta contribuye a la expresión conductual de la IOR. El significado funcional de P2 y P3 no está claro.
Prime y Jolicoeur (2009b)	Discriminación de la identidad -Disposición vertical -Con/Sin <i>cue-back</i> -CTOA: 800 o 1100 ms	Con <i>cue-back</i> : 14 ms Sin <i>cue-back</i> : n.s.	Con <i>cue-back</i> :	P1 y N1 son reflejo de IOR debido a cambios en el procesamiento en la corteza occipital. Nd relacionada con procesos excitatorios más que con IOR directamente Los efectos en P2 y P3 se relacionan con cambios en procesamiento postperceptivo del <i>target</i> señalizado.
Tian, Chica, Xu y Yao (2011)	Tarea de Klein (1988): Detección tras búsqueda visual en serie y en paralelo -CTOA (desde pantalla de búsqueda hasta presentación del <i>target</i>): 2300 ms -20% ensayos <i>catch</i>	Búsqueda en paralelo: - 36,5 ms Búsqueda en serie: 10,5 ms	-Tarea de búsqueda en paralelo: P1: mayor en señalizados N1: sin efectos de señalización Nd280 ante señalización P3: menor en señalizados -Tarea de búsqueda en serie:	Los efectos en P1 a modulaciones del procesamiento perceptivo. En la tarea de búsqueda paralela, la facilitación conductual se relaciona con Nd280 (precuneo bilateral y cuneo derecho). En la tarea serial, Pd200

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
			<p>P1: menor en señalizados</p> <p>Pd200 (posterior parietal derecho)</p> <p>Nd240 (prefrontal izquierdo)</p> <p>Nd280 (bilateral, occipito-parietal)</p>	<p>(lóbulo parietal superior derecho y giro precentral derecho) se relaciona con los cambios de atención; Nd240 (giro frontal medial bilateral y CCA) con el conflicto de la orientación a una localización incorrecta y Nd280 (giro superior bilateral, giro supramarginal bilateral y giro parietal inferior bilateral) con la reorientación de la atención.</p>
Tian, Klein, Satel, Xu y Yao (2011)	<p>Discriminación de identidad (longitud barra)</p> <p>-Disposición horizontal en UVF.</p> <p>-Sin <i>cue-back</i>.</p> <p>-CTOA: 100-300 ms o 900-1200 ms</p> <p>-20% ensayos <i>catch</i>.</p>	<p>CTOA 100-300 ms: -31 ms</p> <p>CTOA 900-1200 ms: 21 ms</p>	<p>P1: con CTOA corto, aumento de P1 contralateral en ensayos y reducción ipsilateral; con CTOA largo, reducción ipsilateral en señalizados</p>	<p>Reducción de P1 como supresión de procesamiento sensorial</p>
Satel, Wang, Hilchey y Klein (2012)	<p>Detección</p> <p>-4 posibles localizaciones</p> <p>-Se comienza con fijación ocular en un punto sobre los marcos superiores y, tras el <i>cue</i>, se mueve hacia una fijación central. Las coordenadas serán espaciotópicas si el <i>target</i></p>	<p>Efecto de coordenadas (más rápido en la condición retinotópica), aunque en este caso es indistinguible del posible efecto del VF</p> <p>Espaciotópica: 19,4 ms</p> <p>Retinotópica: 6,2 ms</p>	<p>Ningún efecto en P1</p> <p>N1: aumento en señalizados (efecto principal de señalización), pero no se encontraron diferencias en los análisis de cada condición (espaciotópica/retinotópica) por separado.</p> <p>Nd (200-300 ms): ipsilateral,</p>	<p>La ausencia de modulaciones de P1/N1 en cada condición por separado indica que no reflejan la expresión conductual de la IOR.</p> <p>El efecto sobre Nd es correlato de la IOR espaciotópica.</p>

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
Zhang, Zhou y Zhang (2012)	<p>aparece en UVF y retinotópicas en el LVF.</p> <p>-CTOA: 1500 ms</p>		mayor amplitud en señalizados (con coordenadas espaciotópicas, pero no retinotópicas, aunque la interacción no es significativa); contralateral, mayor en señalizados, especialmente con coordenadas espaciotópicas.	
Zhang, Zhou y Zhang (2012)	Discriminación del color	9 ms	P1: reducción en señalizados	P1 y N1 no están relacionadas con la interacción entre señalización y congruencia que se observa conductualmente.
		<p>Mayor efecto de congruencia en no señalizados: 670 ms (incongruentes); 631 ms (congruentes); 630 ms (neutras).</p>	<p>N1: reducción en señalizados</p> <p>P3: sin efectos</p> <p>N450: mayor latencia en señalizados, sin efecto en la amplitud</p>	<p>P3 no parece verse afectada por la señalización.</p> <p>N450: el etiquetado inhibitorio de los ensayos señalizados hace que se vea retrasado el vínculo entre el procesamiento perceptivo y la activación de la respuesta (vinculado con CCA, que monitoriza el conflicto).</p>
Satel, Hilchey, Wang, Story y Klein (2013)	Discriminación de localización	Con movimiento ocular: 45 ms	P1: reducción señalizados ipsilateral. Sin efectos de señalización en contralaterales. El análisis de correlación P1 - IOR en cada participante sólo muestra	Las modulaciones de P1 podrían estar relacionadas con la expresión conductual únicamente con la IOR atencional/perceptiva (sin
		Sin movimiento: 21 ms		

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
	movimiento ocular (sacada hacia la localización del <i>cue</i> y después fijación central) -Sin <i>cue-back</i> -CTOA: 1200 ms		correlación negativa con fijación ocular.	movimientos oculares).
Martín-Arévalo, Chica y Lupiáñez (2014)	Discriminación de identidad ("X" u "O"). -Disposición horizontal UVF -Con/Sin <i>cue-back</i> -CTOA: 500 - 700 ms -15% ensayos <i>catch</i>	Sin <i>cue-back</i> : -11 ms Con <i>cue-back</i> : 10 ms	P100: reducción de amplitud en válidos (independientemente del <i>cue-back</i>) N100: Menor latencia en válidos. Mayor amplitud contralateral en señalizados sin <i>cue-back</i> N2pc: mayor amplitud en ensayos señalizados sin <i>cue-back</i> ; reducción en ensayos señalizados con <i>cue-back</i> Nd en ensayos señalizados sin <i>cue-back</i> P3: mayor amplitud en señalizados sin <i>cue-back</i>	La facilitación modula los componentes N100, Nd y P3, mientras que esto no se encuentra con la IOR. El único efecto del a IOR es el coste de detección que refleja P100, disminuyendo las probabilidades de selección espacial que refleja N2pc.
Satel, Hilchey, Wang, Reiss y Klein (2014)	Discriminación de localización -Disposición horizontal. -Dos condiciones: Señalización periférica y señalización central (no predictivas).	Señalización central: 18,8 ms Señalización periférica: 52,4 ms	Con <i>cue</i> central: Nd: ipsi y contralateral Con <i>cue</i> periférico: P1: reducción ipsilateral en señalizados. N1: reducción ipsilateral en señalizados	Sólo se observaron modulaciones de P1 y N1 con señalización periférica. Nd parece ser un marcador electrofisiológico más robusto de la IOR por su relación con IOR conductual y su

Autores	Tarea	Resultados conductuales	Resultado PE	Interpretación
	-Movimiento ocular hacia la localización del cue y fijación central posterior -Sin <i>cue-back</i> -CTOA: 900 ms		Nd: contralateral (ipsilateral hay una tendencia que no alcanza la significación)	independencia de las modulaciones de P1/N1.
	Exp. 1: Detección Exp. 2: Discriminación localización (los participantes respondieron con la mano compatible con el hemicampo de presentación del <i>target</i> - exp. 2A- o con la mano contraria -incompatible, exp. 2B-) -Disposición horizontal -Sin <i>cue-back</i> -CTOA: 80, 130, 240, 380, 550, 750, 980 y 1240 ms -20% de ensayos <i>catch</i>			
Wascher, Schneider y Hoffmann (2015)		IOR con un curso estándar (a partir de CTOA = 300 ms), sin diferencias entre tipos de tarea, aunque el efecto de la IOR fue mayor en la tarea de detección. No existió interacción entre los efectos de compatibilidad y señalización.	Nd1 (160 ms) y Nd2 (280 ms). Registradas en Pz. Nd1-pi y Nd2-pi (posteriores e ipsilaterales, con latencia similar a Nd1 y Nd2). En PO7/PO8 Nd2-pc: 270 ms, posterior contralateral. En PO7/PO8	Nd1 y Nd1-pi reflejo de la supresión de P1 en señalizados, que se observa desde CTOA superiores a 80 ms, decayendo en los más prolongados, por lo que se desvincula de la IOR. Nd2-pc mayor en los CTOA en los que se encontró mayor IOR, reflejo de la localización activa sobre el <i>target</i> señalizado, posiblemente relacionado con la N2pc. Nd2 y Nd2-pi reflejarían un aumento de la N2, relacionado con la IOR. Ninguna onda mostró el curso temporal de los datos conductuales, por lo que la IOR podría no ser debida a un único mecanismo.



2 PLANTEAMIENTO Y OBJETIVOS

El trabajo realizado en la presente tesis doctoral tuvo como propósito fundamental estudiar el fenómeno de la IOR, y sus correlatos neurocognitivos, en función de la señalización espacial (Posner et al., 1985) y de la señalización de características no espaciales de los estímulos (Law et al., 1995). A pesar de que ambos efectos de señalización, por sus semejanzas a nivel conductual, se han recogido con relativa frecuencia bajo la denominación "IOR", todavía son poco conocidos, y se encuentran bajo discusión, los mecanismos que están implicados en cada uno de ellos. Por este motivo no existe consenso sobre si se trata de dos fenómenos diferenciados o de dos expresiones diferentes de un mismo fenómeno, como se constata en la divergencia de resultados publicados hasta la fecha. Observados en su conjunto, las diferencias entre ellos podrían depender del tipo de tarea (detección o discriminación) o de la relación que guarda el efecto no espacial con la repetición de la localización de los estímulos. Para profundizar en esta cuestión y tratar de aportar nuevas evidencias que permitan esclarecerla, uno de nuestros principales intereses es conocer cómo se comportan ambos efectos, tanto por separado como de forma conjunta. Para ello, además de explorar el efecto de la señalización en los resultados conductuales, también se trató de conocer la actividad neural asociada a tales efectos, a través de los datos psicofisiológicos (PE). Las investigaciones previas han mostrado que los PE centrados en el *target* presentan, a lo largo del trazado, diferencias en su amplitud debidas a la señalización, por lo que, cabría esperar que tales diferencias se observasen también en la presente investigación. Sin embargo, a diferencia de los estudios previos, en los que, para analizar los posibles efectos de la IOR, la selección de los componentes de los PE se ha realizado a priori estableciendo ventanas de latencia prefijadas, en el presente trabajo se ha optado por un método de selección 'ciego', mediante permutaciones, en el que se examinaron los cambios de amplitud, asociados a las diferentes condiciones de señalización, a lo largo de todo el trazado de PE y en todos los electrodos empleados, como se explicará en detalle en la sección de métodos.

Además de los efectos de señalización, nuestro interés también se dirigió a las variables asociadas a la configuración de los estímulos en el campo visual. La disposición sobre el eje horizontal, la más comúnmente empleada en este contexto, puede conllevar efectos de incompatibilidad espacial estímulo-respuesta (i.e. efecto Simon) que conductualmente son semejantes a los de la IOR (prolongación de los TR), y que pueden interactuar con ellos (ver Ivanoff et al., 2002). De forma alternativa, presentando los estímulos sobre el eje vertical se evitarían los efectos de incompatibilidad espacial E-R y su posible interacción con los de la IOR. Sin embargo, esta disposición podría tener asociados otros efectos susceptibles de interactuar con la señalización. Es el caso de las asimetrías entre los hemisferios visuales superior e inferior (ver Karim y Kojima, 2010). A pesar de que el diseño vertical se ha empleado con anterioridad en tareas de señalización (como por ejemplo en Prime y Ward,

2006), no ha sido todavía explorado el posible efecto que pudiesen tener estas asimetrías sobre la IOR. Debido a que las diferencias entre hemisferios están relacionadas con diversos aspectos del procesamiento de la información visual (perceptivos y de atención principalmente), es necesario que se estudie su efecto para hacer más precisa la medición del efecto de señalización y, por ende, de la IOR. Además de la descripción de los efectos de la disposición de los estímulos sobre la IOR, nuestro interés sobre el control de estas variables estuvo encaminado a explorar si su interacción con la señalización espacial y no espacial podría aportar nuevos indicios sobre los mecanismos que originan ambos tipos de señalización, y si ambos son reflejo de la IOR o están relacionados con procesos y/o mecanismos diferentes.

Teniendo en cuenta lo expuesto, en esta tesis doctoral se plantearon los siguientes objetivos:

1. Analizar la IOR espacial y no espacial, así como la interacción de ambos fenómenos, a partir de los efectos de la señalización de la localización y del color de los estímulos. Para ello se emplearon cuatro adaptaciones de la tarea de señalización (Posner, 1980), basadas en las realizadas por Chen et al. (2010). Se tomó como tarea-base una de discriminación del color con disposición vertical, en la que se demandó la emisión de una respuesta manual en función de la identidad (color) del *target*. Puesto que en esta tarea la característica relevante fue el color, se empleó otra tarea de discriminación de la localización, que compartió los mismos parámetros de diseño con la tarea-base, salvo el criterio de respuesta (la localización del *target*). Con estas dos tareas se exploraron, en idénticas condiciones de relevancia, los efectos de la señalización de ambas características de los estímulos. Además, en cada una de estas tareas se combinaron las diferentes posibilidades de señalización, de modo que resultaron cuatro condiciones: con señalización espacial, con señalización del color, con ambas características señalizadas y sin señalización.

2. Analizar los mecanismos neurocognitivos que subyacen a la señalización espacial y no espacial, y profundizar en los mecanismos responsables de sus efectos, con especial interés en las posibles semejanzas y diferencias entre ambas asociadas a la IOR. Específicamente, se analizaron los datos conductuales (TR y errores) y de actividad electrofisiológica (trazados de PE) asociados a la presentación de los estímulos *target* durante la realización de las tareas de señalización descritas en el punto anterior.

3. Analizar cómo afecta la disposición vertical de los estímulos en el campo visual a los efectos de señalización espacial y no espacial. La presentación en el eje vertical, además de controlar los efectos de incompatibilidad E-R, permite analizar los posibles efectos de las asimetrías de los hemisferios visuales sobre la señalización (espacial y no espacial). Para ello, contamos con un diseño experimental que permitiese comparar los datos entre hemisferios y, dado el caso, caracterizar la expresión conductual y psicofisiológica de la IOR en cada uno de ellos por separado.

4. Explorar cómo afecta la incompatibilidad E-R a los efectos de la señalización durante una tarea de discriminación del color. Para comparar el efecto de la señalización en ambas condiciones de compatibilidad se emplearon los resultados de una tarea con los estímulos dispuestos en el eje horizontal, con el resto de parámetros iguales que los de la tarea-base. Puesto que el diseño de la tarea-base está libre de la incompatibilidad E-R, la comparación de los resultados en ambas tareas permite profundizar en la relación entre los efectos de la compatibilidad espacial E-R y los de la IOR, así como las posibles interacciones entre ambos.

3 MÉTODO

3.1 MUESTRA

La muestra de participantes en las tareas vertical y horizontal de discriminación del color estuvo compuesta por 12 mujeres y 8 hombres ($n=20$) con visión normal o corregida, con una media de edad de $24,56 \pm 5,86$ años (rango 19-37). Dos de los participantes eran zurdos. Se compensó económicamente la participación en el estudio.

La tarea vertical de discriminación de la localización fue realizada, aproximadamente un año después, por 14 de los participantes de la muestra anterior. La muestra resultante estuvo compuesta por 8 mujeres y 6 hombres, con una media de edad de $27,14 \pm 6,05$ años (rango 20-38). En esta muestra estaban incluidos los 2 participantes zurdos.

Por último, 12 participantes diestros (9 mujeres, 3 hombres) realizaron la tarea vertical de discriminación del color con un CTOA de 700 ms, con edades comprendidas entre los 27 y los 48 años (media de edad: $31,47 \pm 6,75$). Ninguno de ellos había participado en las tareas anteriores.

3.2. EQUIPOS Y MATERIAL

La ejecución de las tareas y los registros de electroencefalograma (EEG) se realizaron en una sala aislada eléctrica y acústicamente y con luminosidad atenuada. Los participantes se sentaron en un sillón a 112 cm de la pantalla de estimulación (20" con una resolución de pantalla de 1158 x 864 x 32 y una frecuencia de actualización de la pantalla de 100 Hz). Con esta disposición, se presentaron las tareas mediante el programa informático Presentation (versiones 12.2 y 14.9, Neurobehavioral Systems, Inc.), utilizando para las respuestas una botonera modelo RB-834 (Cedrus Corporation).

Para el registro del EEG durante las tareas se empleó el programa informático Brain Vision Recorder (Brain Products, Inc.)¹³. Se emplearon 60 electrodos activos de plata sinterizada dispuestos en montaje monopolar en las localizaciones estándar del Sistema Internacional 10-20 extendido y preinsertados en gorros elásticos (Easycap GmbH, Inc.). El electrodo de referencia se localizó en la punta de la nariz. La toma de tierra se estableció a través de un electrodo ubicado en el eje nasión-inión, separado de nasión el 10% de la distancia total del eje. El electrooculograma (EOG) se registró mediante 4 electrodos en montaje bipolar: dos colocados en los cantos externos de ambos ojos (EOG horizontal), y dos en las posiciones supra- e infraorbital del ojo izquierdo (EOG vertical). Las impedancias de los electrodos se mantuvieron por debajo de 10 k Ω durante todos los registros. Se empleó una tasa de muestreo de 500 Hz, con una amplificación de 10 K, un filtro de paso de banda de 0,05 – 100 Hz y un filtro *notch* de 50 Hz. El procesamiento *off-line* del EEG se llevó a cabo con el programa Vision Analyzer Software (versión 2.0, Brain Products, Inc.)

¹³ Con excepción de la tarea vertical de discriminación del color con CTOA de 700 ms, cuyos datos fueron sólo de ejecución conductual.

Para el tratamiento estadístico de los datos conductuales y electrofisiológicos se empleó el paquete estadístico IBM SPSS Statistics 19 (IBM Co.). Se realizó una exploración preliminar de los datos electrofisiológicos mediante el programa BESA Statistics Software (v1.0, May 2012; BESA GmbH, Inc., http://www.besa.de/products/besa_statistics/), según se explica en mayor detalle en el apartado 2.4.2.

3.3 ESTÍMULOS Y PROCEDIMIENTO

Se diseñaron 4 tareas¹⁴ experimentales para alcanzar todos los objetivos planteados en la investigación. A continuación se detallan las características de la tarea vertical de discriminación del color (ver Figura 5), que constituyó la tarea-base a partir de la cual se realizaron las modificaciones correspondientes a las otras tres tareas utilizadas en la presente Tesis, y que se explicarán posteriormente tomando ésta como referencia:

3.3.1 Tarea-base: vertical de discriminación del color

Durante toda la tarea se presentaron tres marcos de color gris claro (RGB 200,200,200; 1,5° x 1,5° de ángulo visual) en el meridiano vertical de la pantalla de estimulación (ver Figura 5). Uno de los marcos aparecía siempre en la posición central y los otros dos en posiciones periféricas situadas a 4,5° de ángulo visual con respecto al centro del monitor, cuyo fondo fue gris oscuro (RGB 50,50,50, luminancia media 2,4 cd/m²). En el medio del marco central estuvo siempre presente una cruz de fijación (RGB 150,150,150; 0,1° x 0,1° de ángulo visual). En adelante, esta presentación con los marcos y sin estímulos será denominada matriz vacía o *blank*¹⁵. A los participantes se les pidió que mantuviesen la mirada fija en la cruz central durante la realización de la tarea. Cada ensayo de la tarea comenzaba con un *blank* de 1500 ms de duración, tras el cual se presentaba el primer estímulo (estímulo señal o *cue*) durante 100 ms. Este estímulo consistía en un cuadrado que podía ser azul (RGB 0,0,255; luminancia media 8,3 cd/m²) o rojo (RGB 175,0,0; luminancia media 8,2 cd/m²) y que rellenaba uno de los marcos periféricos. Cada color y cada localización tuvieron la misma probabilidad de ocurrencia (0,5 de probabilidad). Estos cuadrados de color funcionaban como señal de las dimensiones de color y localización y no eran informativos con respecto a la posible localización o color del estímulo objetivo o *target*. A continuación, tras un *blank* de 500 ms desde el *cue*, se presentó un cuadrado verde durante 100 ms rellenando el marco central (estímulo de reorientación central o *cue-back*: RGB 0,95,0; luminancia media 8,4 cd/m²). Después de un nuevo *blank* de 1300 ms, se presentó el *target* que, al igual que el *cue*, podía ser un cuadrado azul o rojo (probabilidad de 0,5) y aparecer rellenando uno de los dos marcos periféricos (probabilidad 0,5). El *target* compartió con el *cue* cada dimensión (localización y color) en el 50% de los ensayos. En esta tarea, el tiempo entre el inicio del *cue* y el del *target* (*Cue-Target Onset Asynchrony*, CTOA) fue de 2000 ms. La combinación de la señalización del color y de la localización dio como resultado cuatro tipos de ensayo diferentes: ensayos en los que el *target* compartió ambas condiciones de señalización con el *cue* (*Location Old Color Old*, LOCO); ensayos en los que *cue* y *target* coincidían en localización pero no en color (*Location Old Color New*, LOCN); ensayos con *cue* y *target* compartiendo color pero no localización (*Location New Color Old*, LNCO); y ensayos en los

¹⁴ Las tareas empleadas fueron una adaptación de la tarea descrita en Chen et al. (2010).

¹⁵ Se presentarán, a partir de ahora, ciertos términos en inglés, de tal modo que se iguale la terminología del cuerpo de la tesis con la empleada en el artículo científico contenido en el Anexo 1, y así facilitar el seguimiento conjunto de ambos textos.

que el *target* aparecía en una localización diferente al *cue* y con un color distinto (*Location New Color New*, LNCN). Con esta configuración, a los participantes se les pidió que respondiesen al color del *target*, independientemente de su localización, presionando un botón con una mano si el *target* era de un color (por ejemplo azul) y presionando otro botón con la otra mano si el *target* era del otro color (rojo). La asignación de color-mano de respuesta fue contrabalanceada entre los participantes. Se primaron tanto la rapidez como la seguridad al responder. La tarea se dividió en 25 bloques de 64 ensayos cada uno, con las diferentes condiciones de ensayo mezcladas al azar en cada bloque. Entre cada bloque se permitió un descanso, cuya duración estaba controlada por el sujeto.

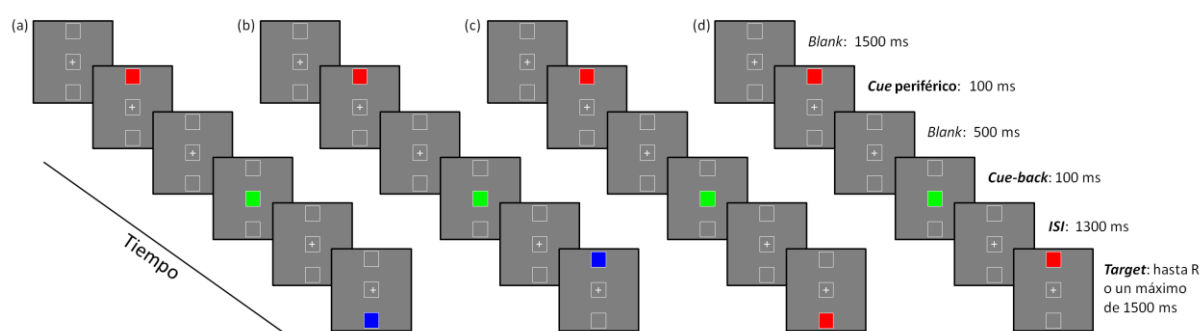


Figura 5. Esquema de las tareas verticales de discriminación del color y de la localización, con un ejemplo de cada una de las cuatro posibilidades de combinación de los estímulos: (a) LNCN: *cue* y *target* no comparten ninguna característica (ni color ni localización); (b) LOCN: los estímulos comparten la misma localización, pero no el color; (c) LNCO: el *target* es del mismo color que el *cue*, pero aparece en diferente localización; (d) LOCO: tanto el color como la localización del *target* son los mismos que los del *cue*. Al lado de cada evento del ensayo LOCO se muestra su duración.

3.3.2 Tarea vertical de discriminación de la localización

Esta tarea se diseñó para examinar las posibles diferencias debidas a la dimensión que constituía la característica relevante para la respuesta. Para ello, al contrario que en la tarea vertical de discriminación del color, la característica del *target* a la que tenían que responder los participantes en este caso fue la localización (el color debía ignorarse). De este modo, las respuestas se emitieron presionando un botón con una mano si el *target* aparecía en el marco superior y con la otra mano si aparecía en el inferior (contrabalanceando entre participantes la correspondencia entre la mano de respuesta y la localización). El resto de las características se mantuvieron exactamente iguales a las de la tarea-base (ver Figura 5).

3.3.3 Tarea vertical de discriminación del color con CTOA de 700 ms

Con el fin de evaluar los efectos que sobre la señalización podría tener el tiempo entre el inicio del *cue* y el del *target*¹⁶, en esta tarea se ajustaron los siguientes parámetros temporales: el *blank* previo a cada ensayo fue de 1000 ms, el *blank* entre el *cue* y el *cue-back* fue de 200 ms y el *blank* entre el *cue-back* y el *target* fue de 300 ms (ver Figura 6), lo que resultó en un CTOA de 700 ms de duración. Estas modificaciones tuvieron como objeto examinar los efectos conductuales de la señalización empleando un valor de CTOA más acorde con los

¹⁶ En respuesta a un revisor anónimo durante el proceso de revisión del artículo publicado en *International Journal of Psychophysiology* (ver Anexo 1).

valores más frecuentemente empleados en la literatura científica previa sobre IOR (ver apartado 1.4 de la Introducción). El resto de las características de la tarea se mantuvieron exactamente iguales a las de la tarea original. En este caso, no se realizaron registros EEG durante la ejecución de la tarea.

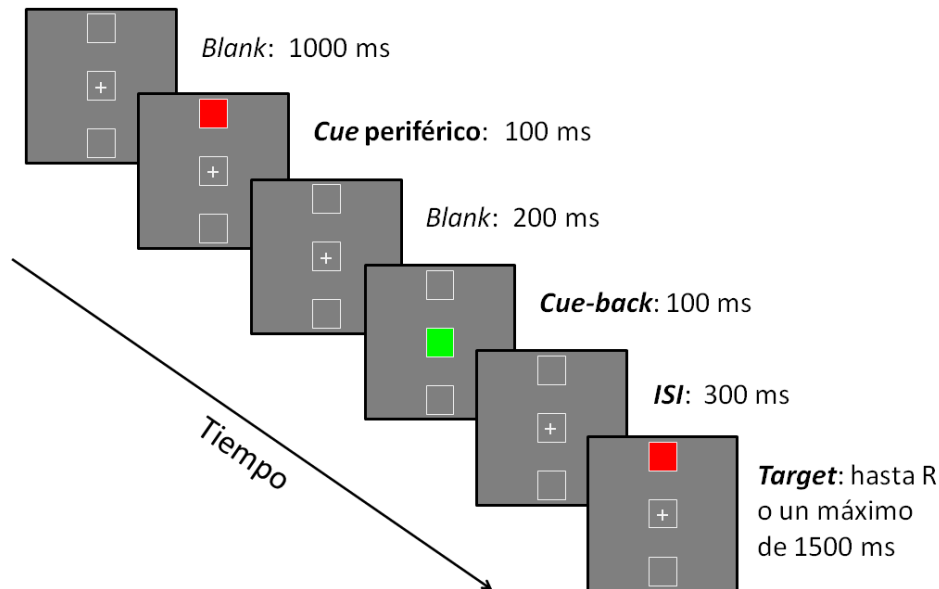


Figura 6. Esquema de la tarea vertical de discriminación del color con CTOA de 700 ms en un ensayo de condición LOCO (*cue* y *target* comparten color y localización). Al lado de cada evento del ensayo se muestra su duración.

3.3.4 Tarea horizontal de discriminación del color.

Por último, la tarea horizontal de discriminación del color (Figura 7) compartió todos los atributos de la tarea-base excepto la disposición de los estímulos en el monitor de estimulación, que fue en el eje horizontal. Esta variación permitió contrastar los posibles efectos del hemisferio visual y los efectos de la señalización con los observados en la tarea vertical. Además, esta tarea permitió examinar los posibles efectos de la existencia de compatibilidad-incompatibilidad espacial entre el estímulo y la respuesta (i.e. efecto *Simon*), debido a la correspondencia entre la disposición horizontal de los estímulos y la de los botones de respuesta. Este diseño permitiría, además, estudiar la posible interacción entre los efectos de la señalización y los de la compatibilidad-incompatibilidad estímulo-respuesta.

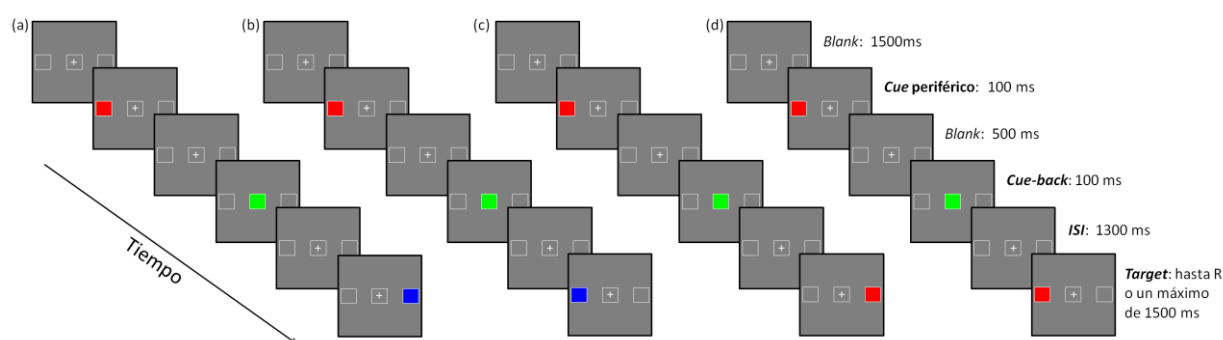


Figura 7. Esquema de la tarea horizontal de discriminación del color, mostrando un ejemplo de cada una de las posibilidades de combinación del factor de Señalización: (a) LNCN: *cue* y *target* no comparten ninguna característica (ni color ni localización); (b) LOCN: los estímulos comparten la misma localización, pero no el color; (c) LNCO: el *target* es del mismo color que el *cue*, pero aparece en diferente localización; (d) LOCO: tanto el color como la localización del *target* son los mismos que los del *cue*. Al lado de cada evento del ensayo LOCO se muestra su duración.

3.4 ANÁLISIS DE DATOS

3.4.1 Datos de ejecución conductual

Las variables conductuales analizadas fueron el TR medio de las respuestas correctas (con un límite de 1500 ms tras la aparición del *target*) y el porcentaje de errores. Los resultados fueron sometidos a un análisis de varianza de medidas repetidas (ANOVA) con los siguientes factores dependiendo de la tarea empleada.

Para las tareas verticales de discriminación del color y de la localización, y para la tarea vertical de discriminación del color con CTOA de 700 ms, los factores intrasujeto fueron: señalización, con cuatro niveles¹⁷ (LOCN, LNCO, LOCO, LNCN) y hemisferio visual (*Visual Field*, VF), con dos niveles (*Lower Visual Field* -LVF- o *hemisferio visual inferior*, *Upper Visual Field* -UVF- o *hemisferio visual superior*). Para la tarea horizontal de discriminación del color los factores intrasujeto fueron: señalización, con cuatro niveles (LOCN, LNCO, LOCO, LNCN) y compatibilidad estímulo-respuesta (E-R), con dos niveles (compatible, cuando el hemisferio visual de presentación del *target* coincidía con la mano de respuesta, o incompatible, cuando hemisferio de presentación del *target* y mano de respuesta no coincidían). En todos los análisis se estableció un nivel de significación de alfa de 0,05. Se corrigieron los grados de libertad con la estimación Greenhouse-Geisser siempre que fue oportuno. Cuando fueron necesarias comparaciones post-hoc para determinar la significación de contrastes de más de dos niveles de factor, se empleó el ajuste de Bonferroni para comparaciones múltiples.

Por último, para descartar que otras variables del diseño experimental pudiesen estar interfiriendo en los resultados, se realizaron una serie de análisis sobre sus posibles efectos e interacciones con los factores que se pretendían estudiar. Estos análisis consistieron en una serie de ANOVA de 3 factores. Cada uno incluyó los factores de interés para cada tarea descritos en el párrafo anterior y uno de los siguientes factores de control. En las tareas verticales de discriminación del color y la localización, y en la vertical de discriminación del color con CTOA de 700 ms estos factores de control fueron: color del *target*, con dos niveles

¹⁷ Ver definición de las condiciones de señalización en el apartado 1.3.1.

(rojo o azul) y mano de respuesta, con dos niveles (izquierda o derecha)¹⁸. En la tarea horizontal de discriminación del color los factores fueron: color del *target* (rojo o azul); mano de respuesta (izquierda o derecha) y VF (*Left Visual Field* -LfVF- o hemicampo visual izquierdo, *Right Visual Field* -RVF- o hemicampo visual derecho).

3.4.2. Datos electrofisiológicos. Potenciales Evocados

El EEG registrado en modo continuo se filtró digitalmente con un paso de banda de 0,1 a 30 Hz, tras lo que se segmentó en épocas de 2000 ms (-500 a 1500 ms con respecto a la presentación del *target*). En el EEG segmentado, se rechazaron las épocas cuya amplitud excedía los $\pm 100 \mu\text{V}$, y aquellas que se asociaban a respuestas incorrectas, falsas alarmas y omisiones. Además, se aplicó el algoritmo de Gratton, Coles y Donchin (1983) para la corrección de artefactos debidos a movimientos oculares implementado en el Vision Analyzer. Para la obtención de los trazados de potenciales evocados (PE), se promediaron los segmentos resultantes en cada sujeto, condición y VF por separado. En estos trazados se ajustó la línea base desde -500 a 0 ms con respecto a la presentación del *target*.

Para poder seleccionar de forma objetiva los intervalos temporales y electrodos en los que se observaban diferencias significativas entre condiciones en la amplitud de los PE, se realizó un examen preliminar de los datos electrofisiológicos mediante permutaciones basadas en clústeres con el programa BESA Statistics (BESA Statistics Software v1.0, Mayo 2012; BESA GmbH, Inc., http://www.besa.de/products/besa_statistics/). Para ello, se incluyeron los trazados de PE de cada participante en los 60 electrodos, en cada condición y en cada VF por separado. Sobre estos datos, se realizaron comparaciones entre condiciones y hemicampos visuales mediante análisis con t de Student para muestras relacionadas en cada valor de amplitud a lo largo del trazado de PE y en cada electrodo, condición y VF. De estos análisis resultaron ventanas temporales y electrodos con diferencias significativas ($\alpha \leq 0,05$) de amplitud entre las condiciones comparadas en cada caso. Estas ventanas temporales se sometieron posteriormente a análisis no paramétricos de permutaciones con corrección para comparaciones múltiples para clústeres. En este procedimiento, el agrupamiento (*clustering*) a lo largo del tiempo (segmento temporal del PE) y del espacio (electrodo) se basa en los resultados de las pruebas t preliminares. La idea esencial de estos análisis es que si se encuentra un efecto estadístico a lo largo de un período temporal en varios electrodos vecinos, es improbable que dicho efecto sea debido al azar. Para los presentes análisis, se realizaron 1000 permutaciones con una distancia de 4 cm entre electrodos vecinos, y un nivel de significación inicial de alfa de 0,05. Los pares de condiciones de señalización comparados atendieron al estudio de los efectos de la señalización espacial (LNCN con LOCN, ensayos sin señalizar con ensayos con localización señalizada, respectivamente), la señalización del color (LNCN con LNCO, ensayos sin señalizar con ensayos con color señalizado) y la señalización conjunta de ambas características (LNCN con LOCO, ensayos sin señalizar con ensayos con ambas características señalizadas). Estas comparaciones se hicieron por separado para cada uno de los niveles del factor VF en las tareas con disposición vertical (discriminación del color y de la localización). En la tarea horizontal de discriminación del color también se compararon por pares las condiciones de señalización, pero en este caso separadas para cada nivel del factor compatibilidad E-R.

¹⁸ En la tarea vertical de discriminación de la localización no fue posible estudiar la interacción entre mano de Respuesta y VF, dado que el VF era la característica que definía la localización del *target*, y estaba asociada a la mano de respuesta, de forma que, aunque esta asociación se contrabalanceó entre los participantes, una de las manos siempre se correspondía con uno de los VF.

Finalmente, se calcularon los valores de amplitud media correspondientes a los intervalos temporales y electrodos en los que los análisis de permutaciones arrojaron diferencias significativas y se sometieron a análisis paramétricos mediante ANOVA de medidas repetidas. En estos análisis, en general, se emplearon los factores intrasujeto señalización (con los niveles correspondientes a las comparaciones por pares de los niveles de esta variable arriba descritos) y electrodo (con los niveles correspondientes al clúster de electrodos en cada intervalo temporal resultante de las permutaciones). Se especifican los segmentos temporales y los electrodos seleccionados para los ANOVA correspondientes a cada tarea en las Tablas 3, 5 y 8.

En general, las diferencias de amplitud que resultaron significativas entre condiciones se produjeron en ventanas de latencia asociadas con las ondas de los PE comúnmente descritas en la literatura en el contexto de los procesos de atención visuoespacial (esencialmente el componente N1). Sin embargo, también se observaron diferencias significativas asociadas a la señalización de la localización en segmentos temporales que no se correspondían temporalmente con una onda de PE, pero que ya se habían descrito previamente en el contexto de estudio de la IOR (ver apartado 1.6.2.4 Ondas Diferenciales de la Introducción). En concreto, los rangos de latencia de estas diferencias se produjeron, en general, en la fase de ascenso de la onda P3. Para describir mejor estos resultados, se obtuvieron ondas diferenciales sustrayendo por separado la condición sin señalar (LNCN) de cada una de las señalizadas espacialmente (LOCN y LOCO) (ver Eimer, 1994; Prime y Ward, 2004, 2006; Washer y Tipper, 2004). A las ondas diferenciales resultantes se las denominó de acuerdo al signo de la sustracción: Nd cuando la diferencia consistía en una mayor negatividad asociada a la señalización de la localización, y Pd cuando ésta producía una mayor positividad en el trazado de PE.



4 RESULTADOS

4.1 TAREAS VERTICALES

4.1.1 Tarea-base: vertical de discriminación del color

4.1.1.1 Ejecución conductual

El análisis de los TR de las respuestas correctas mostró diferencias en función del VF ($6,04 \pm 2,14$ ms más rápido en el LVF, $F(1,19)=7,98$, $p<,01$) y de la señalización ($F(3,57)=8,86$, $p<,0001$; ver Tabla 2). Sin embargo, los análisis no mostraron diferencias estadísticamente significativas en la interacción señalización x VF ($F(3,57)=,131$, $p<,94$). Las comparaciones por pares (ajuste de Bonferroni) mostraron que las respuestas a la condición LOCO (con señalización de color y la localización) fueron más lentas que las respuestas a las dos condiciones LN- (LNCN: $p<,0001$; LNCO: $p<,006$, con una diferencia de 11.29 ± 2.90 ms). La condición LOCN (localización señalizada y color no señalizado) mostró también un enlentecimiento con respecto a LNCN ($p<,032$). Por el contrario, la condición LNCO (con señalización de color pero no de localización) no mostró diferencias significativas con respecto a la condición LNCN ($p<1,00$) (ver Tabla 2).

Los ANOVA sobre los datos del porcentaje de errores ($2,41 \pm 2,02$ %) no mostraron diferencias significativas ni en función del VF ($F(1,19)= 1,31$, $p<,27$) ni de la señalización ($F(3,57)=1,05$, $p<,38$), pero sí en su interacción ($F(3,57)=5,55$, $p<,002$) (ver Tabla 2). En las comparaciones por pares se observó que el VF mostró diferencias significativas en las condiciones LNCO (diferencia media LVF-UVF= $1,50 \pm ,53$ %, $p<,015$) y LOCO (diferencia media LVF-UVF= $-1,15 \pm ,53$ %, $p<,041$). En cuanto a las condiciones de señalización, sólo resultó significativa la diferencia LNCN-LOCO en el UVF ($p<,023$, ver Tabla 2).

Para descartar que los efectos de señalización y VF pudiesen estar afectados por otras variables del diseño, se analizó el efecto de la mano de respuesta y del color del *target* (si bien estaban contrabalanceados entre participantes) y sus posibles interacciones con los demás factores del estudio. El factor mano de respuesta no resultó significativo ($F(1,19)=1,55$; $p<,229$), así como ninguna de las interacciones con los otros factores (señalización x mano de respuesta: $F(3,57)=1,54$; $p<,214$; VF x mano de respuesta: $F(1,19)=,034$, $p<,856$). En cuanto al color del *target*, este factor no alcanzó significación estadística ($F(1,19)=1,39$, $p<,253$) ni su interacción con los otros factores (señalización x color del *target*, $F(3,57)=1,07$, $p<,355$, $\epsilon=.684$; VF x color del *target*, $F(1,19)=,196$, $p<,663$).

Tabla 2. Tarea vertical de discriminación del color: valores medios de TR en ms y porcentaje de errores (% Error), con su error típico (ET), para los niveles del factor señalización, VF y de la interacción entre ambos.

Discriminación del color (vertical)					
		TR (ET)	Diferencia con LNCN	% Error (ET)	Diferencia con LNCN
Señalización	LNCN	551,34 (31,36)		2,10 (0,37)	
	LNCO	555,33 (30,49)	3,99 (3,36)	2,60 (0,65)	0,50 (0,39)
	LOCN	563,13 (31,52)	11,79 (3,74)	2,30 (0,44)	0,20 (0,32)
	LOCO	566,62 (31,70)	15,28 (3,01)	2,68 (0,52)	0,58 (0,30)
VF	UVF	562,12 (31,44)		2,29 (0,44)	
	LVF	556,09 (31,00)		2,55 (0,49)	
UVF x Señalización	LNCN	554,22 (31,85)		1,75 (0,42)	
	LNCO	559,11 (31,00)	4,89 (4,59)	1,85 (0,56)	0,10 (0,41)
	LOCN	566,72 (31,56)	12,50 (5,78)	2,30 (0,43)	0,55 (0,38)
	LOCO	568,45 (31,95)	14,23 (4,79)	3,25 (0,66)	1,50 (0,46)
LVF x Señalización	LNCN	548,47 (31,05)		2,45 (0,45)	
	LNCO	551,54 (30,16)	3,07 (4,99)	3,35 (0,83)	0,90 (0,63)
	LOCN	559,54 (31,71)	11,07 (4,07)	2,30 (0,51)	-0,15 (0,44)
	LOCO	564,79 (31,55)	16,32 (4,72)	2,10 (0,48)	-0,35 (0,50)

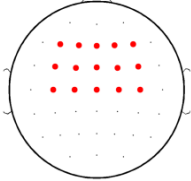
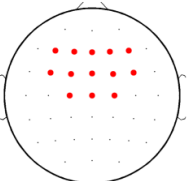
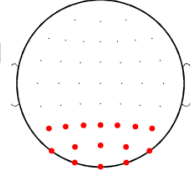
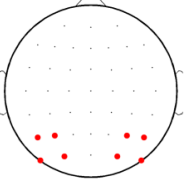
4.1.1.2 Potenciales evocados

A simple vista se observaron diferentes patrones de distribución y amplitud de los trazados de PE dependiendo del hemisferio en que se presentó el *target*. En concreto, las ondas P1 y N1 presentaron valores más positivos (mayor amplitud de P1, menor de N1) cuando el *target* se presentó en el UVF (ver Figuras 8, 9, 11, 12, 13, 14, 16, 17). En cuanto a la onda P3, la presentación del *target* en el UVF supuso valores más positivos de esta onda (mayor amplitud).

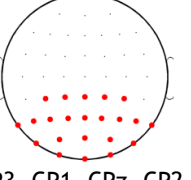
Debido a estos patrones diferenciales en los PE en cada hemisferio visual, y a los efectos significativos que el VF y su interacción con la señalización tuvieron sobre los datos de ejecución conductual, se realizaron todos los análisis por separado para cada VF.

Tabla 3. Tarea vertical de discriminación del color. Hemicampo visual, segmentos temporales y electrodos seleccionados a partir de los análisis preliminares para los posteriores ANOVA de medidas repetidas.

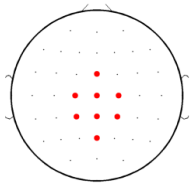
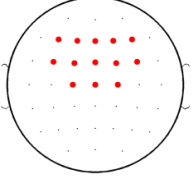
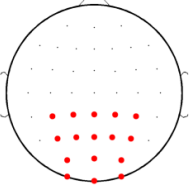
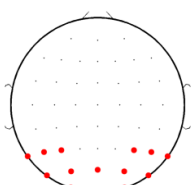
Efecto de la señalización de la localización: LOCN - LNCN

		N1	Onda diferencial	P3
	Latencia	168-188 ms	Pd: 320-380 ms	---
UVF	Electrodos	 <p>F3, F1, Fz, F2, F4, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, C3, C1, Cz, C2 y C4</p>	 <p>F3, F1, Fz, F2, F4, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, C1, Cz y C2</p>	---
	Latencia	148-208 ms	Nd: 288-348 ms	---
LVF	Electrodos	 <p>P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz y O2</p>	 <p>P5, P3, P4, P6, PO7, PO3, PO4 y PO8</p>	---

Efecto de la señalización del color: LNCO - LNCN

		N1	Onda diferencial	P3
	Latencia	---	---	418-438 ms
UVF	Electrodos	---	---	 <p>CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz y O2</p>

Efecto de la señalización de la localización y del color: LOCO - LNCN

		N1	Onda diferencial	P3
	Latencia	168-200 ms	Pd: 268-400 ms	---
UVF	Electrodos	 FCz, C1, Cz, C2, CP1, CPz, CP2 y Pz	 F3, F1, Fz, F2, F4, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, C1, Cz y C2	---
LVF	Latencia	147-222 ms	Nd: 280- 350 ms	---
LVF	Electrodos	 CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, P3, P1, Pz, P2, P4, PO3, POz, PO4, O1, Oz y O2	 P7, P5, P3, P4, P6, P8, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz y O2	---

4.1.1.2.1 Efectos de la señalización de la localización (LOCN – LNCN)

Las principales diferencias de amplitud entre estas dos condiciones se encontraron en los rangos de latencia de N1 y en las ondas diferenciales Nd y Pd (Tabla 3). N1 mostró una menor amplitud en la condición LOCN que en la condición LNCN en ambos hemisferios (LVF: de 148 a 208 ms, $F(1,19)=16.47$, $p<.001$; UVF: de 168 a 188 ms $F(1,19)=6.26$, $p<.02$), si bien existieron diferentes patrones en función del VF (ver Figura 8). En el LVF las diferencias se produjeron en electrodos más posteriores (ver Tabla 3), dentro de los cuales PO4 fue el electrodo con mayor diferencia de amplitud en función de la señalización de la localización ($1.45 \pm .31 \mu V$, $p<.0001$), mientras que en el UVF, con una distribución en electrodos más anteriores (Tabla 3), fue FC4 el electrodo con diferencias máximas en amplitud ($0.93 \pm .32 \mu V$, $p<.009$). El efecto de electrodo fue significativo sólo en el hemisferio superior (LVF: $F(14,266)=1.68$, $p<.18$, $\epsilon=.225$; UVF: ($F(14,266)=4.68$, $p<.02$, $\epsilon=.145$, con mayor amplitud media en los electrodos posteriores de los seleccionados en este análisis, registrándose la máxima amplitud en C4: $-3.44 \pm .67 \mu V$). La interacción señalización x electrodo no fue significativa en ninguno de los hemisferios (LVF: $F(14,266)=1.84$ $p<.136$, $\epsilon=.266$; UVF: $F(14,266)=1.12$, $p<.348$, $\epsilon=.219$).

La señalización de la localización afectó significativamente a la amplitud media en la fase de ascenso de la onda P3 también en ambos hemisferios visuales (Figura 9). Concretamente, en el LVF se obtuvo una Nd en la comparación LOCN – LNCN ($F(1,19)=4.92$, $p<.04$) con máxima diferencia media de Nd en el electrodo PO7 ($-1.35 \pm .50 \mu V$, $p<.015$).

El factor electrodo también fue significativo ($F(7,133)=9.38$, $p<.0001$, $\epsilon=.404$), siendo PO3 el electrodo con mayor amplitud media ($7.01 \pm 1.28 \mu V$). Por el contrario, en el UVF se

observó una Pd en la comparación LOCN - LNCN ($F(1,19)=7,14$, $p<,01$) con máximas diferencias en FC1 ($1,11 \pm ,41 \mu V$, $p<,014$). También en UVF el efecto de electrodo fue significativo ($F(12,228)=15,76$, $p<,0001$, $\epsilon=,164$), con mayores niveles de amplitud en los electrodos posteriores (mayor amplitud media en C2: $6,63 \pm 1,09 \mu V$). Por tanto, si bien la señalización de la localización tuvo efectos sobre esta ventana de latencia en ambos hemisferios, la polaridad, la distribución pericraneal y la latencia de ambas ondas fue diferente. Concretamente, en el LVF la polaridad fue negativa (Nd), con distribución pericraneal posterior y lateralizada, y de latencia más temprana (288-348 ms). Sin embargo, en el UVF la polaridad fue positiva (Pd), con distribución pericraneal anterior y más próxima a línea media, y con una latencia mayor (320-380 ms), como se observa en las gráficas de electrodos de la Tabla 3 y en la Figura 9. La interacción señalización por electrodo no fue significativa en ninguno de los dos hemisferios visuales (LVF: $F(7,133)=1,60$, $p<,210$, $\epsilon=,344$; UVF: $F(12,228)=,58$, $p<,601$, $\epsilon=,209$).

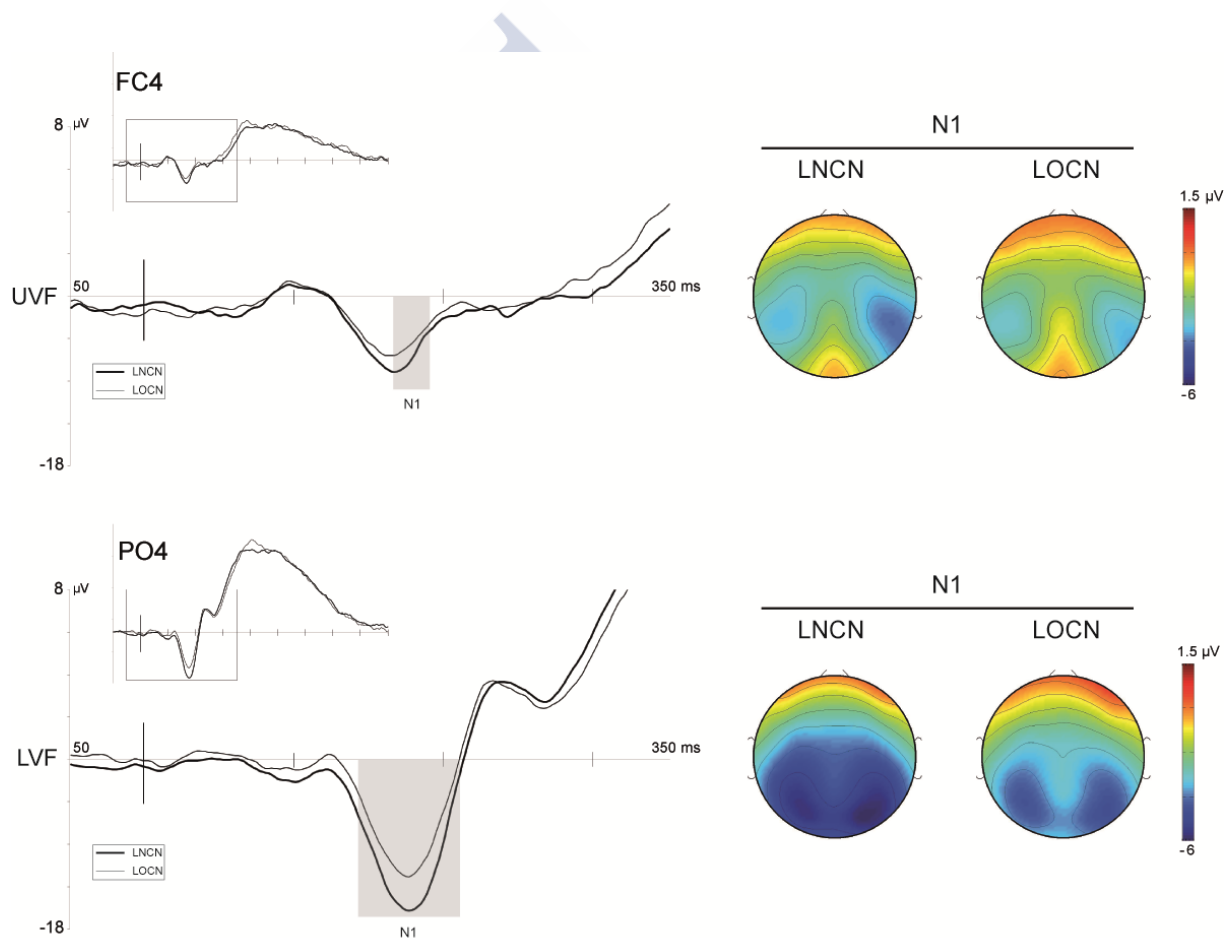


Figura 8. Tarea vertical de discriminación del color: diferencias LOCN - LNCN en el rango de latencia de N1 en cada hemisferio visual. A la izquierda se muestran ampliados los segmentos de las ondas en los electrodos con mayor diferencia entre las condiciones LOCN y LNCN. Los intervalos temporales donde se encontraron diferencias significativas están sombreados en gris. A la derecha se muestran los mapas de voltaje que corresponden a los intervalos sombreados.

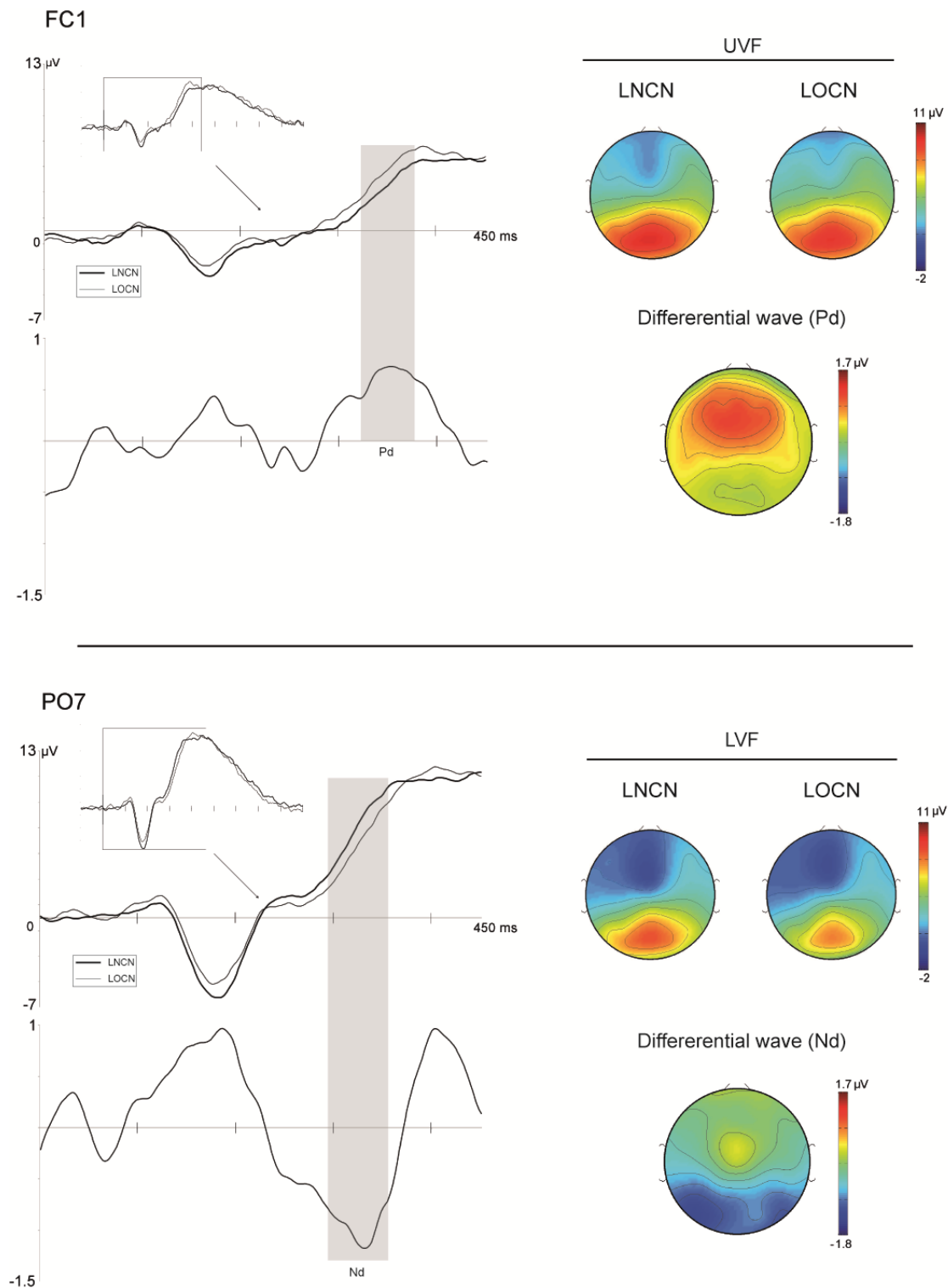


Figura 9. Tarea vertical de discriminación del color: diferencias LOCN - LNCN en el rango de latencia de la fase de ascenso a P3. A la izquierda, se muestran los segmentos ampliados de las ondas diferenciales en los electrodos donde se registró la máxima diferencia entre condiciones, debajo de los cuales están las ondas de sustracción, Pd (UVF) y Nd (LVF). Los segmentos temporales donde las diferencias fueron significativas están sombreados. A la derecha se presentan los mapas de voltaje correspondientes a las diferencias sombreadas.

4.1.1.2.2 Efectos de la señalización del color (LNCO – LNCN)

La señalización del color afectó sólo a intervalos de latencia en torno al pico de la onda P3 (418–438 ms) y cuando los *target* se presentaron en el UVF (Tabla 3 y Figura 10), e implicó una menor amplitud en todos los electrodos analizados en los ensayos LNCO ($F(1,19)=7,42$, $p<,01$), alcanzando una diferencia máxima en el electrodo POz ($-1,35 \pm ,44$ μV , $p<,006$). El efecto del factor electrodo fue también significativo ($F(21,399)=16,52$, $p<,0001$), siendo máximas las amplitudes en electrodos parietales (máxima amplitud registrada en Pz: $14,45 \pm 1,48$ μV). Por último, la interacción señalización x electrodo no alcanzó significación estadística ($F(21,399)=,89$, $p<,61$).

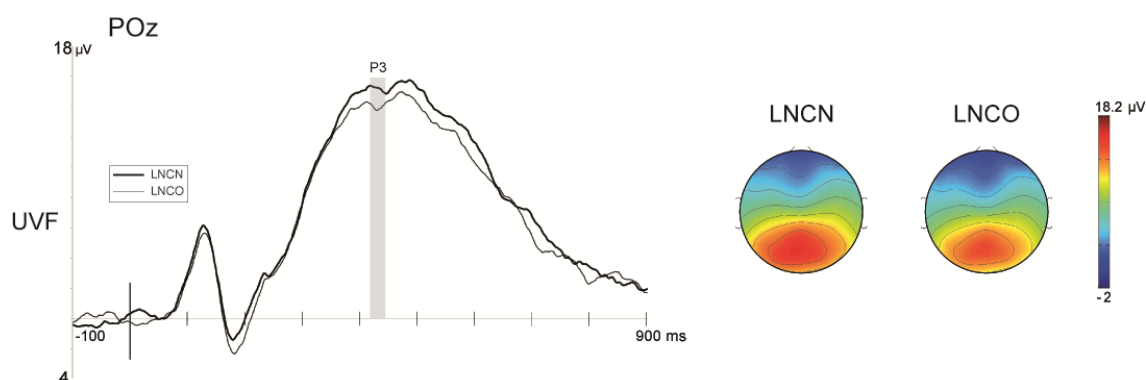


Figura 10. Tarea vertical de discriminación del color. Diferencias LNCO - LNCN en el rango de P3 para el hemisferio superior. A la izquierda se muestra el trazado de las ondas en el electrodo donde se observaron las mayores diferencias entre condiciones, con el rango de latencia donde fueron significativas sombreado en gris. A la derecha se muestra el mapa de voltaje correspondiente al rango sombreado.

4.1.1.2.3 Efectos de la señalización de la localización y del color (LOCO – LNCN)

Cuando tanto la localización como el color del *target* fueron señalizados la amplitud media en la latencia de N1 mostró una reducción significativa (ver Tabla 3 y Figura 11) y diferencias en Nd/Pd en la fase de ascenso de P3 (ver Figura 12). En el UVF, el efecto de la señalización sobre la amplitud de N1 (de 174 a 222 ms) fue significativo ($F(1,19) = 8,17$, $p<,010$), siendo la condición LOCO la que presentó una amplitud reducida en electrodos centro-parietales, parietales, parieto-occipitales y occipitales, con mayor diferencia en PO4 ($-1,38 \pm ,45$ μV , $p<,007$). No resultó significativo ni el efecto electrodo ($F(15,285)=1,87$; $p<,158$; $\epsilon=,164$) ni la interacción entre señalización y electrodo ($F(15,285) = ,725$; $p<,521$; $\epsilon=,171$). En el UVF, N1 mostró menor amplitud para la condición LOCO (de 168 a 200 ms; $F(1,19)=5,77$, $p<,027$) en electrodos fronto-centrales, centrales, centro-parietales y parietales (máxima diferencia en Pz: $1,94 \pm ,51$ μV , $p<,029$) (ver Tabla 3 y Figura 11). El efecto del electrodo fue significativo en este caso ($F(7,133)=3,69$, $p<,044$, $\epsilon=,235$), indicando que CPz, principalmente, tenía menor amplitud que el resto de los electrodos analizados (máxima amplitud media en C2: $-2,27 \pm ,79$ μV). La interacción entre los efectos de señalización y electrodo no fue significativa ($F(7,133)=,816$, $p<,441$, $\epsilon=,263$).

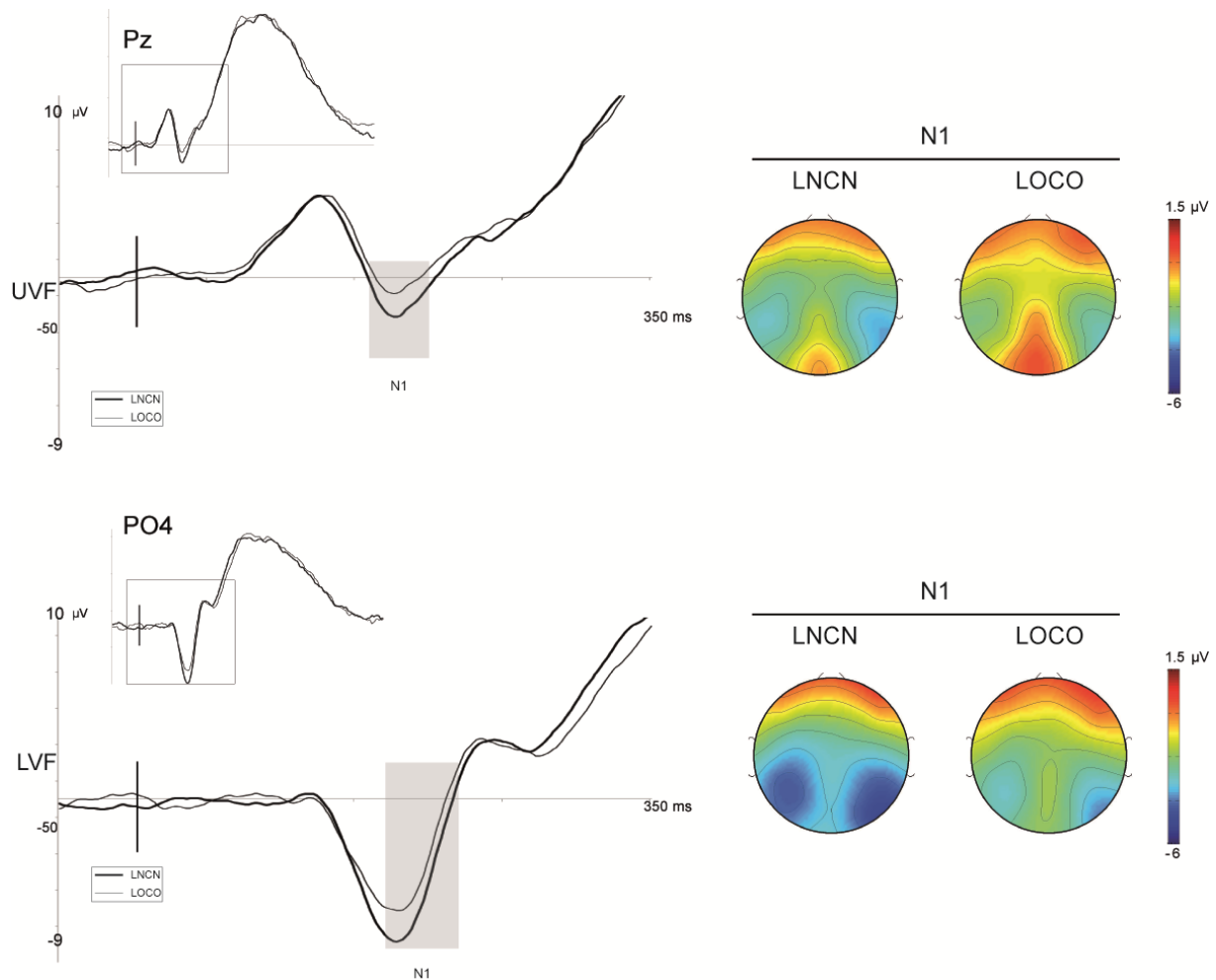


Figura 11. Tarea vertical de discriminación del color: diferencias LOCO - LNCN en el rango de latencia de N1 en cada hemisferio visual. A la izquierda se muestran ampliados los segmentos de las ondas en los electrodos con mayor diferencia entre las condiciones LOCO y LNCN. Los intervalos temporales donde se encontraron diferencias significativas están sombreados en gris. A la derecha se muestran los mapas de voltaje que corresponden a los intervalos sombreados de N1.

En la fase de ascenso de la onda P3 (ver Tabla 3 y Figura 12) se encontraron de nuevo diferentes patrones en los efectos de la señalización en función del campo visual. Concretamente, la diferencia LOCO-LNCN se asoció a una Nd en el LVF y a una Pd en el UVF. En cuanto a la Nd (280–350 ms), fueron significativos el efecto del electrodo ($F(13,247)=12,20$; $p<,0001$; $\epsilon=,221$), con mayor amplitud media en POz ($7,18 \pm 1,53 \mu V$) y el de la señalización ($F(1,19)=7,04$; $p<,016$; máxima diferencia en PO7: $-1,70 \pm ,57 \mu V$; $p<,008$), pero no la interacción entre ambos ($F(13,247)=2,245$; $p<,083$; $\epsilon=,263$). La Pd observada en el UVF (268–400 ms) mostró también significación en el efecto del electrodo ($F(12,228)=10,61$; $p<,0001$; $\epsilon=,152$), con mayores amplitudes en electrodos posteriores, máxima amplitud media en C2: $5,20 \pm ,98 \mu V$) y de la señalización ($F(1,19)=7,48$; $p<,013$), pero no en la interacción electrodo x señalización ($F(12,228)=1,34$; $p<,272$; $\epsilon=,127$). En este caso, la mayor diferencia entre LOCO y LNCN se registró en el electrodo FC1 ($1,00 \pm ,32 \mu V$; $p<,005$).

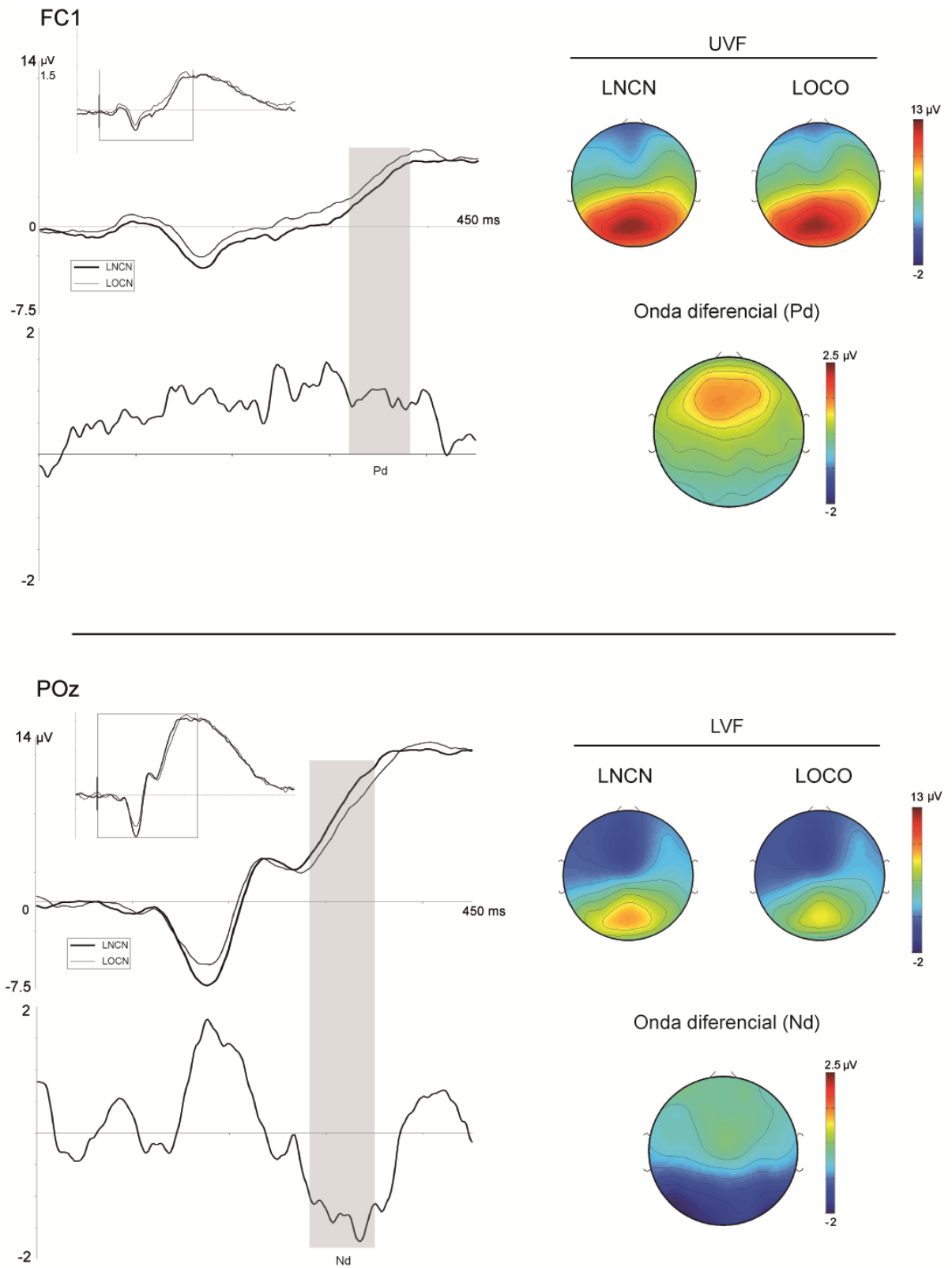


Figura 12. Tarea vertical de discriminación del color: diferencias LOCO - LNCN en el rango de latencia de la fase de ascenso a P3. A la izquierda, se muestran los segmentos ampliados de las ondas diferenciales en los electrodos donde se registró la máxima diferencia entre condiciones, debajo de los cuales están las ondas de sustracción, Pd (UVF) y Nd (LVF). Los segmentos temporales donde las diferencias fueron significativas están sombreados. A la derecha se presentan los mapas de voltaje correspondientes a las diferencias sombreadas.

4.1.1.3 Resumen parcial

En la tarea vertical de discriminación del color se encontró una reducción en los TR cuando el *target* se presentó en el LVF. También se encontró un efecto de la señalización, indicando un enlentecimiento en los TR ante los ensayos con señalización de la localización, pero no se encontró un efecto de la interacción entre señalización y VF. Por el contrario, el porcentaje de aciertos no mostró diferencias significativas debidas a los factores principales, pero sí a su interacción, observándose un porcentaje de errores menor cuando se señaló el color (LNCO) en el LVF comparado con el UVF, mientras que en el LVF el porcentaje de errores fue menor cuando localización y color fueron señalizados (LOCO). En la comparación de condiciones de señalización en cada VF, la única diferencia encontrada fue en la comparación de LOCO con LNCN en el UVF, donde LOCO obtuvo un porcentaje de errores mayor.

Los PE mostraron reducción de la amplitud de N1 y el efecto diferencial Nd/Pd en la fase de ascenso de P3 siempre que la localización fue señalizada (LOCN y LOCO). En estos casos, las diferencias se encontraron en electrodos anteriores ante *targets* en el UVF, mientras que en el LVF se encontraron en electrodos posteriores y más laterales (ver Tabla 3). El único efecto de la señalización del color, no acompañado por efectos conductuales, fue una reducción de la onda P3 en el UVF.

4.1.2 Tarea vertical de discriminación de la localización

4.1.2.1 Ejecución conductual

El análisis del TR indicó que el único factor con efecto significativo fue la señalización ($F(3,39)=3,51$; $p<,024$), pero no el VF ($F(1,13)=,446$; $p<,516$) ni la interacción señalización x VF ($F(3,39)=,961$; $p<,421$). Si bien las comparaciones por pares con corrección mediante Bonferroni no mostraron ninguna diferencia significativa, se observaron respuestas más lentas ante las condiciones de señalización de la localización (LO-), como se comprueba en la existencia de mayores diferencias entre los TR en función de los niveles del factor de señalización: LOCN – LNCO ($10,42 \pm 3,70$ ms), LOCO – LNCO ($9,51 \pm 4,81$ ms), LOCN – LNCN y LOCO – LNCN (ver Tabla 4).

El análisis de los porcentajes de errores ($1,45 \pm ,98$ %) no mostró significación ni en los efectos de la señalización ($F(3,39)=1,91$; $p<,145$) ni del VF ($F(1,13)=1,00$; $p<,336$), como tampoco en la interacción señalización x VF ($F(3,39)=2,20$; $p<,103$).

El análisis de los posibles efectos de los factores mano de respuesta y color del *target* mostraron ausencia de efectos de la mano de respuesta ($F(1,13)=1,81$, $p<,202$) y del color del *target* ($F(1,13)=,152$, $p<,703$) sobre los TR, así como de su interacción con el factor de señalización (señalización x mano de respuesta: $F(3,39)=,072$, $p<,974$; señalización x color del *target*: $F(3,39)=1,42$, $p<,252$). En este caso, el contrabalanceo de la mano con la que se respondió y el hecho de ser la localización la característica relevante para la ejecución de la tarea (ver apartado 1.4.1), sólo hizo posible explorar la interacción color del *target* x VF, que tampoco resultó significativa ($F(1,13)=1,70$, $p<,215$).

Tabla 4. Tarea vertical de discriminación de la localización: valores medios de TR en ms y porcentaje de errores (% Error), con su error típico (ET), para los niveles del factor señalización, VF y de la interacción de ambos.

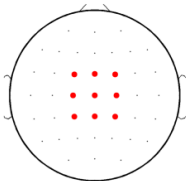
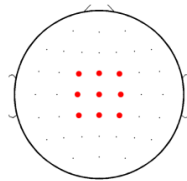
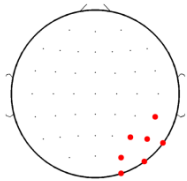
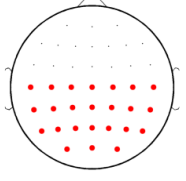
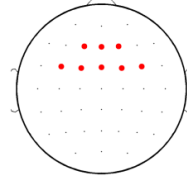
Discriminación de la localización (vertical)					
		TR (ET)	Diferencia con LNCN	% Error (ET)	Diferencia con LNCN
Señalización	LNCN	446,53 (34,71)		0,89 (0,20)	
	LNCO	445,06 (33,97)	-1,47 (2,83)	1,71 (0,37)	0,82 (0,38)
	LOCN	455,48 (32,42)	8,95 (3,68)	1,50 (0,35)	0,61 (0,41)
	LOCO	454,56 (33,87)	8,03 (4,37)	1,50 (0,35)	0,61 (0,32)
VF	UVF	452,27 (33,92)		1,48 (0,24)	
	LVF	448,55 (33,63)		1,32 (0,27)	
UVF x Señalización	LNCN	448,47 (35,65)		1,21 (0,32)	
	LNCO	450,94 (34,96)	2,47 (4,88)	1,43 (0,40)	0,22 (0,40)
	LOCN	456,67 (32,07)	8,20 (6,86)	1,43 (0,37)	0,22 (0,48)
	LOCO	452,99 (33,99)	4,52 (7,52)	1,86 (0,47)	0,64 (0,41)
LVF x Señalización	LNCN	444,59 (34,29)		0,57 (0,17)	
	LNCO	439,18 (33,24)	-5,41 (3,43)	2,00 (0,46)	1,43 (0,52)
	LOCN	454,29 (33,43)	9,70 (5,69)	1,57 (0,47)	1,00 (0,54)
	LOCO	456,14 (34,05)	11,55 (3,25)	1,14 (0,31)	0,57 (0,31)

4.1.2.2 Potenciales Evocados

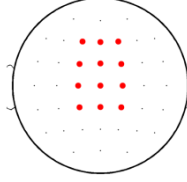
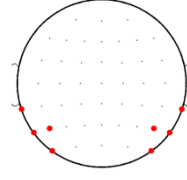
Del mismo modo que en la tarea-base (vertical de discriminación del color), en esta tarea (en la que los participantes debían discriminar la localización del *target*) se observaron diferencias en los trazados de PE dependiendo del VF en que se presentó el *target*. De nuevo, en el UVF se registraron valores más positivos sobre todo en torno a las latencias de las ondas P1 y N1.

Tabla 5. Tarea vertical de discriminación de la localización. Hemicampo visual, segmentos temporales y electrodos seleccionados a partir de los análisis preliminares para los posteriores ANOVA de medidas repetidas.

Efecto de la señalización de la localización: LOCN - LNCN

		N1	Onda diferencial	P3
	Latencia	158-182 ms	Pd: 344-366 ms	380-410 ms
UVF	Electrodos	 FC1, FCz, FC2, C1, Cz, C2, CP1, CPz y CP2	 FC1, FCz, FC2, C1, Cz, C2, CP1, CPz y CP2	 CP6, P4, P6, P8, PO4, PO8 y O2
LVF	Latencia	154-194 ms	Pd: 358-376 ms	---
LVF	Electrodos	 C5, C3, C1, Cz, C2, C4, C6, CP5, CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, CP6, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, PO3, POz y PO4	 F1, Fz, F2, FC3, FC1, FCz, FC2 y FC4.	---

Efecto de la señalización de la localización y del color: LOCO - LNCN

		N1	Onda diferencial	P3
	Latencia	---	Pd: 322-360 ms	---
UVF	Electrodos	---	 F1, Fz, F2, FC3, FC1, FCz, FC2, C1, Cz, C2, CP1, CPz y CP2	---
LVF	Latencia	---	Nd: 260-320 ms	---
LVF	Electrodos	---	 TP7, TP8, P7, P5, P6, P8, PO7 y PO8	---

4.1.2.2.1. Efectos de la señalización de la localización (LOCN – LNCN)

En el LVF se observó una menor amplitud de N1 (de 154 a 194 ms) en la condición LOCN ($F(1,13)=12,19$, $p<,004$), con una mayor diferencia en el electrodo Pz ($1,73 \pm ,50 \mu V$, $p<,004$), así como efectos significativos del factor electrodo ($F(23,299)=2,49$, $p<,0001$), que indicaron mayor amplitud en electrodos posteriores que en anteriores (ver Tabla 5), con una

amplitud media mayor en P6 ($-6,12 \pm ,88 \mu\text{V}$). La interacción señalización x electrodo no mostró significación estadística ($F(23,299)=1,25$, $p<,203$). En el UVF se encontró también una menor amplitud de N1 (de 158 a 182 ms) en la condición LOCN ($F(1,13)=10,10$, $p<,007$), con mayor amplitud en FCz ($1,49 \pm ,49 \mu\text{V}$, $p<,010$). En este caso no alcanzaron significación ni el factor electrodo ($F(8,104)=2,22$, $p<,124$, $\epsilon=,272$) ni la interacción entre señalización y electrodo ($F(8,104)=,537$, $p<,568$, $\epsilon=,219$) (ver Tabla 5 y Figura 13).

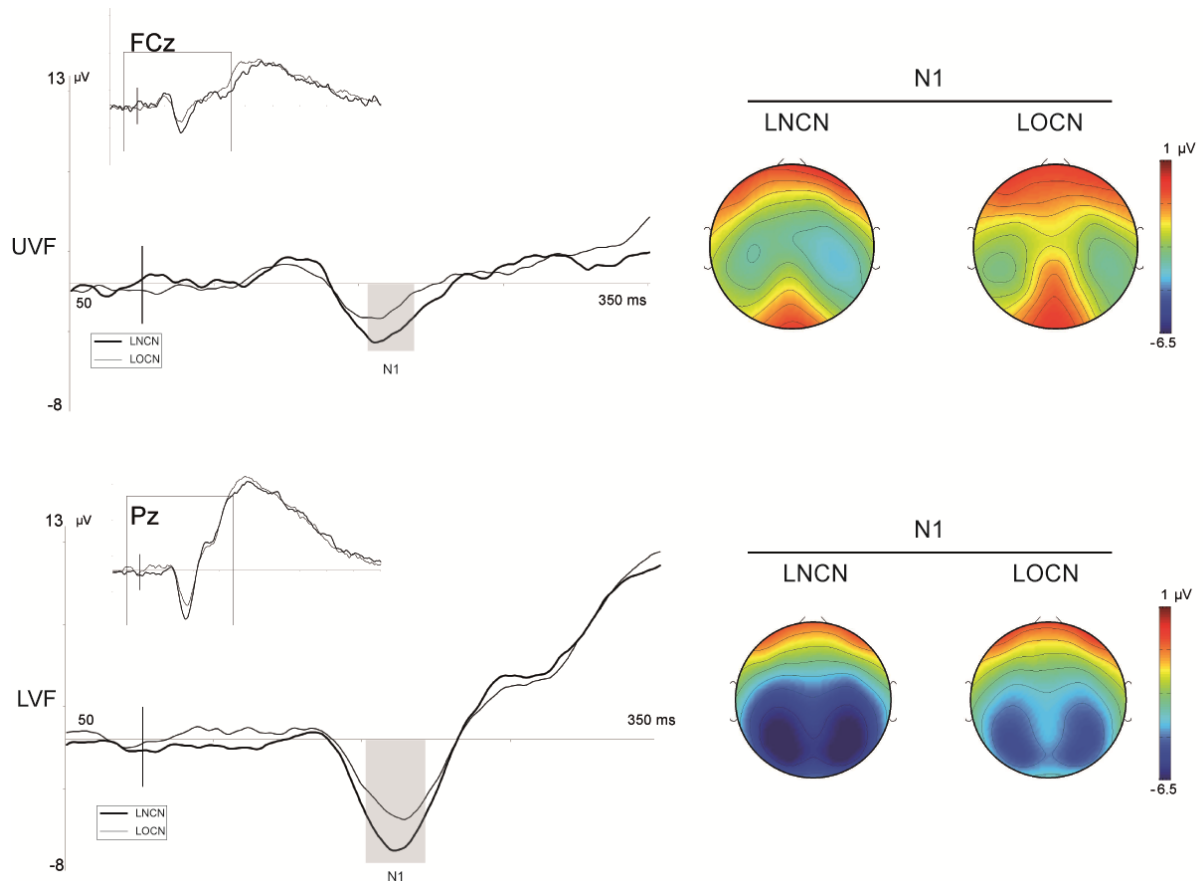


Figura 13. Tarea vertical de discriminación de la localización: diferencias LOCN - LNCN en el rango de latencia de N1 en cada hemisferio visual. A la izquierda se muestran ampliados los segmentos de las ondas en los electrodos con mayor diferencia entre las condiciones LOCN y LNCN. Los intervalos temporales donde se encontraron diferencias significativas están sombreados en gris. A la derecha se muestran los mapas de voltaje que corresponden a los intervalos sombreados.

En cuanto al efecto de la señalización de la localización en la fase de ascenso de P3 (ver Figura 14), se obtuvieron ondas diferenciales positivas (Pd) en ambos hemisferios (LVF: 358–376 ms; $F(1,13)=6,89$, $p<,021$; UVF: 344–366 ms; $F(1,13)=9,47$, $p<,009$) registrándose la máxima diferencia en FCz en ambos casos (LVF: $1,63 \pm ,66 \mu\text{V}$ de diferencia, $p<,028$; UVF: $2,05 \pm ,66 \mu\text{V}$, $p<,008$), si bien la distribución en LVF fue en electrodos frontales y fronto-centrales, mientras que en UVF se extendió a electrodos fronto-centrales, centrales y centro-parietales (ver Tabla 5 y Figura 14). El efecto del electrodo también fue significativo en ambos casos (LVF: $F(12,156)=10,21$, $p<,0001$, $\epsilon=,368$; UVF: $F(8,104)=24,79$, $p<,0001$, $\epsilon=,213$), indicando menores amplitudes en los electrodos frontocentrales comparado con los frontales, sobre todo los cercanos a línea media, en LVF (mayor amplitud en Pz: $11,65 \pm 1,67 \mu\text{V}$), mientras que en UVF los electrodos centro-parietales presentaron mayor amplitud que los centrales y fronto-centrales (mayor amplitud media en CPz: $8,77 \pm 1,14 \mu\text{V}$). Por

último, la interacción entre señalización y electrodo no resultó significativa (LVF: $F(12,156)=,544$, $p<,667$, $\varepsilon=,268$; UVF: $F(8,104)=,640$, $p<,484$, $\varepsilon=,174$).

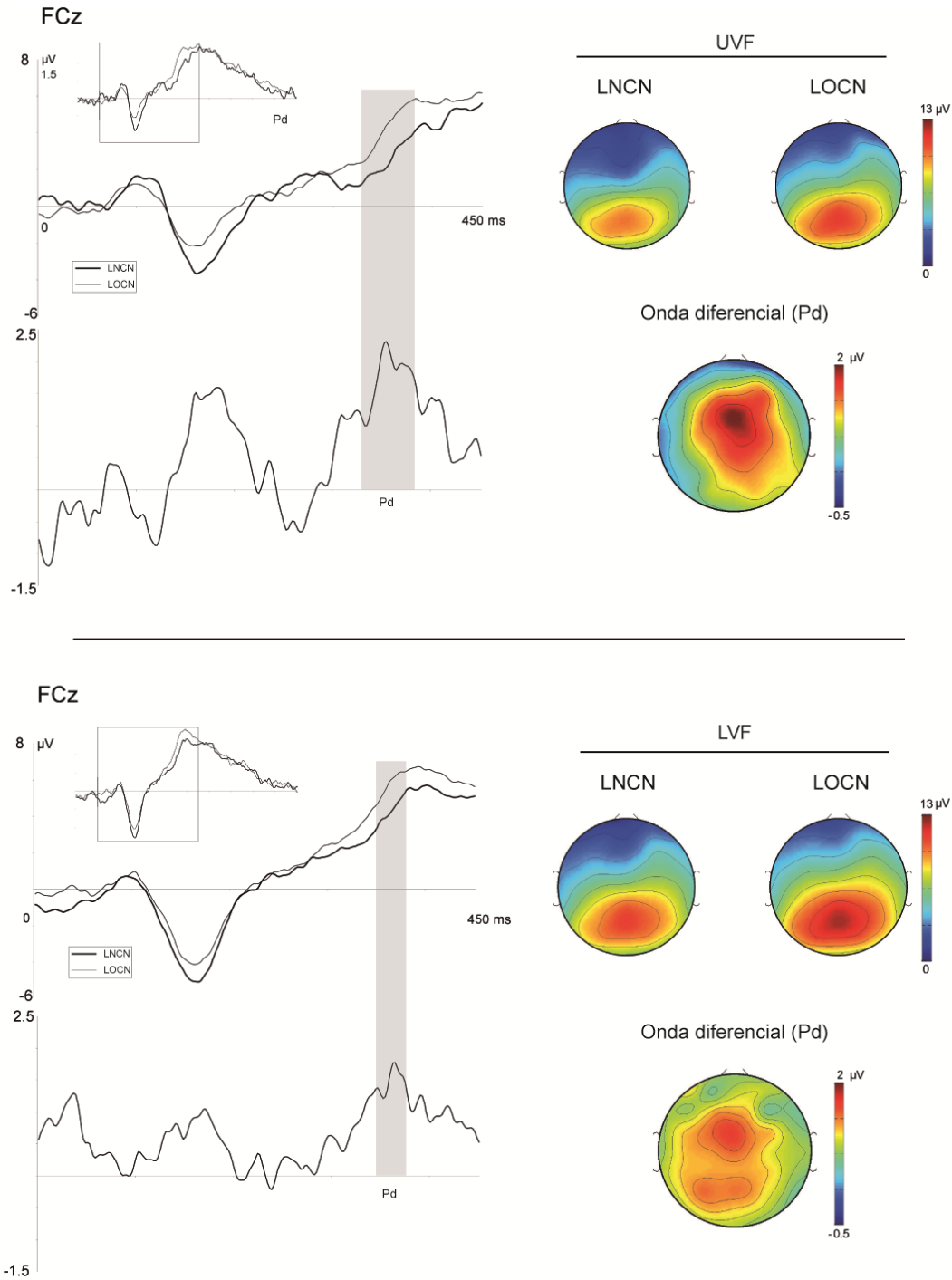


Figura 14. Tarea vertical de discriminación de la localización: diferencias LOCN - LNCN en el rango de latencia de la fase de ascenso a P3 en cada hemisferio visual. Se muestran a la izquierda los segmentos de PE ampliados en los electrodos donde se encontraron las máximas diferencias entre condiciones, y debajo se presenta la onda de sustracción (Pd). Los rangos temporales donde se encontraron diferencias significativas están sombreados en gris. A la derecha se muestran los mapas de voltaje que corresponden con los segmentos sombreados de su izquierda.

En esta tarea, se observó un efecto de la señalización de la localización en el rango de latencia del pico de P3 (380–410 ms) cuando los *target* se presentaron en el hemisferio superior ($F(1,13)=7,77$, $p<,015$), observándose mayor amplitud media de la onda en la condición señalizada (LOCN) (Tabla 5 y Figura 15). La distribución de este efecto fue posterior y lateralizada a la derecha, obteniéndose la mayor diferencia en el electrodo PO4 (con una diferencia de $1,92 \pm ,72 \mu V$, $p<,019$). El efecto electrodo también fue significativo ($F(6,78)=13,36$, $p<,0001$, $\epsilon=,331$), siendo P4 el electrodo con mayor amplitud ($10,78 \pm 1,35 \mu V$), pero no el de la interacción señalización x electrodo ($F(6,78)=,679$, $p<,566$, $\epsilon=,485$).

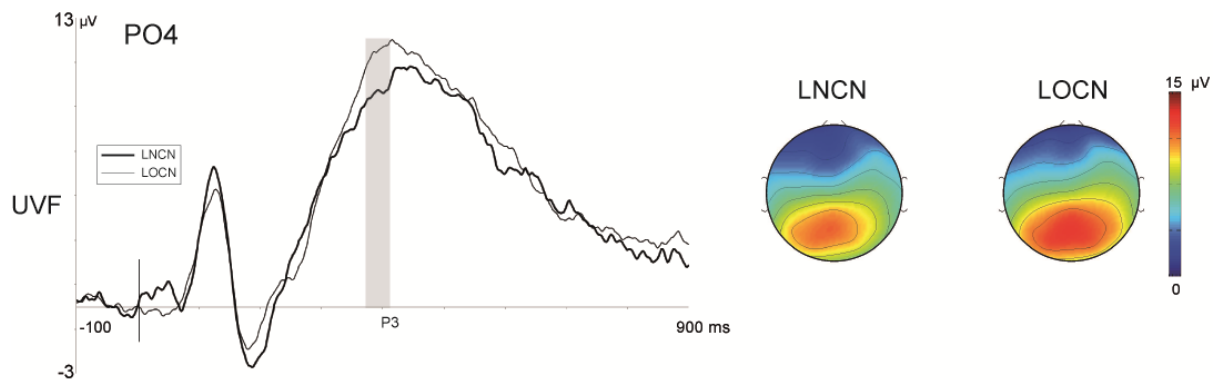


Figura 15. Tarea vertical de discriminación de la localización: diferencias LOCN - LNCN en el rango de P3 en el hemisferio visual superior. A la izquierda se muestra el trazado de las ondas en el electrodo donde se observaron las mayores diferencias entre condiciones, con el rango de latencia donde fueron significativas sombreado en gris. A la derecha se muestra el mapa de voltaje correspondiente al rango sombreado.

4.1.2.2.2 Efectos de la señalización del color (LNCO – LNCN)

Dado que los análisis preliminares con BESA Statistics no mostraron ninguna diferencia significativa entre los trazados de PE en función de la señalización del color sobre ningún intervalo temporal en ninguno de los electrodos, no se realizaron los posteriores ANOVA sobre los datos de PE para esta condición.

4.1.2.2.3 Efectos de la señalización de la localización y del color (LOCO – LNCN)

Cuando tanto la localización como el color del *target* se señalaron, se observaron diferencias de amplitud en la fase de ascenso de la onda P3 que resultaron estadísticamente significativas en ambos hemisferios visuales (ver Tabla 5). Estas diferencias de amplitud media se tradujeron en un desplazamiento negativo (Nd) en el LVF en la condición LOCO (de 260 a 320 ms; $F(1,13)=5,98$, $p<,029$), observándose la diferencia máxima en P6 ($-1,22 \pm ,53 \mu V$, $p<,037$), mientras que en el UVF el efecto de la señalización de la localización y el color se tradujo en un desplazamiento positivo (Pd) en el trazado de PE correspondiente a la condición LOCO (de 322 a 360 ms; $F(1,13)=20,40$, $p<,001$), y el electrodo Cz fue el que mostró una mayor diferencia de medias en este segmento temporal ($2,19 \pm ,45 \mu V$, $p<,0001$) (ver Figura 16). El factor electrodo también resultó significativo en ambos hemisferios (LVF: $F(7,91)=5,26$, $p<,006$, $\epsilon=,377$; UVF: $F(11,143)=20,64$, $p<,0001$, $\epsilon=,139$). En el LVF se registró la mayor amplitud en P5: $3,39 \pm ,96 \mu V$; en el UVF, la mayor amplitud media se registró en CPz: $7,97 \pm 1,10 \mu V$. Por último, el efecto de la interacción señalización x electrodo no fue significativo en ningún caso (LVF: $F(7,91)=1,05$, $p<,370$, $\epsilon=,332$; UVF: $F(11,143)=1,14$, $p<,331$, $\epsilon=,159$).

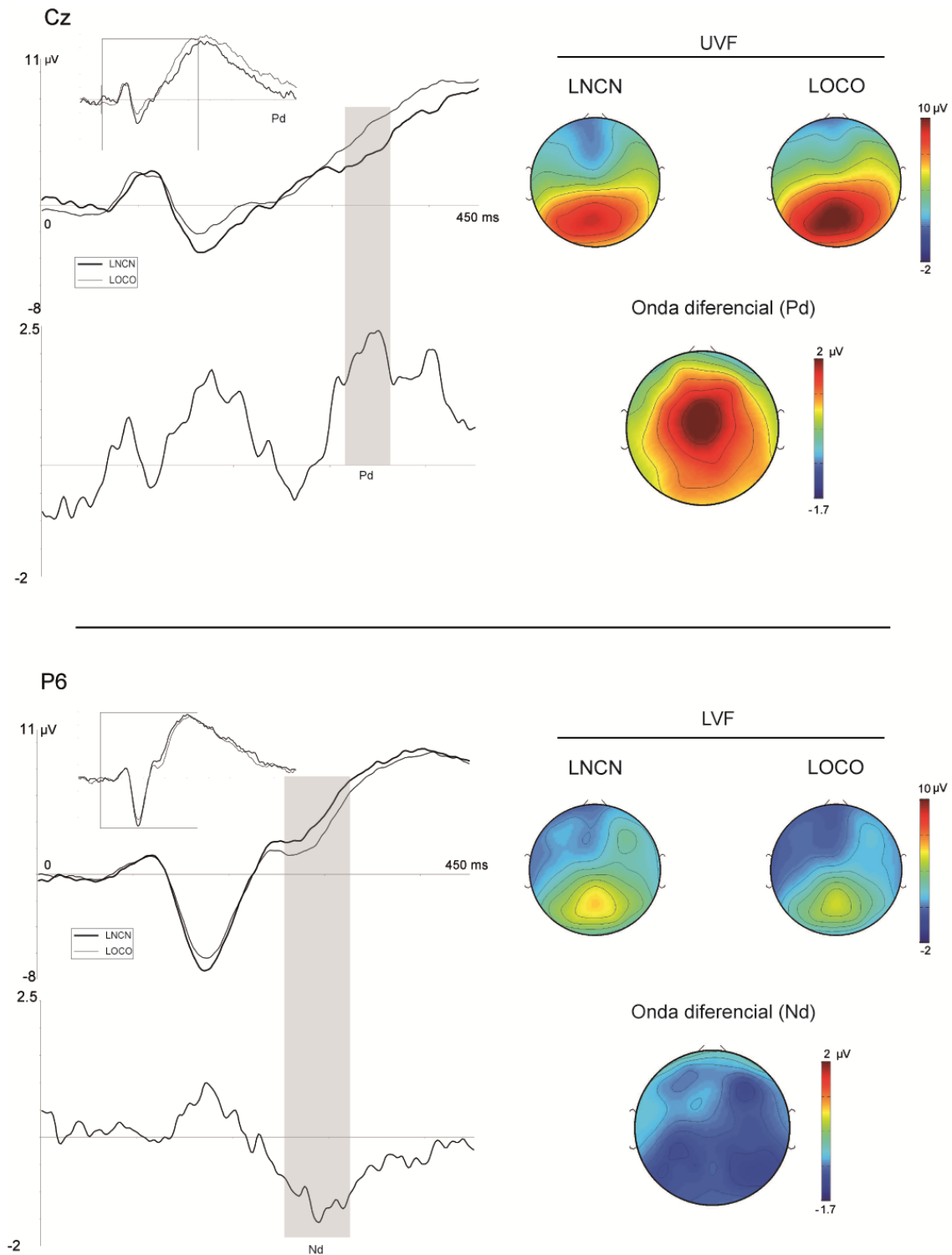


Figura 16. Tarea vertical de discriminación de la localización: diferencias LOCO - LNCN en el rango de latencia de la fase de ascenso a P3 en cada hemisferio visual. A la izquierda, se muestran los trazados ampliados en los electrodos donde se registró la máxima diferencia entre condiciones, debajo de los cuales están las ondas de sustracción, Pd (UVF) y Nd (LVF). Los segmentos temporales donde las diferencias fueron significativas están sombreados. A la derecha se presentan los mapas de voltaje correspondientes a las diferencias sombreadas.

4.1.2.3 Resumen parcial

En la tarea vertical de discriminación de la localización la señalización fue el único factor con significación estadística en el análisis de TR. Si bien las comparaciones por pares con ajuste de Bonferroni no mostraron diferencias entre las condiciones, los ensayos con la localización del *target* señalizada tuvieron unos TR más lentos. El análisis del porcentaje de errores no mostró ninguna diferencia en los factores analizados. La señalización del color no mostró ninguna diferencia ni entre los TR ni entre los porcentajes de error. Los PE mostraron reducción en la amplitud de N1 en ambos VF ante ensayos LOCN comparados con LNCN, pero no se encontraron diferencias en esta onda cuando el color fue señalizado junto con la localización (LOCO). En la fase de subida a P3 se registró un componente Pd en ambos VF, mientras que en ante la condición LOCO se observó Pd en UVF y Nd en LVF. Por último, ante la señalización de la localización (LOCN) se registró un aumento de la amplitud de P3 en el UVF. La condición LNCO no presentó diferencias estadísticamente significativas con respecto a LNCN.

4.1.3 Tarea vertical de discriminación del color con CTOA de 700 ms

4.1.3.1 Ejecución conductual

Tabla 6. Tarea vertical de discriminación de color con CTOA de 700 ms: valores medios de TR en ms y porcentaje de errores (% Error), con su error típico (ET), para los niveles del factor señalización, VF y de la interacción de ambos.

Discriminación del color vertical (CTOA 700 ms)					
		TR (ET)	Diferencia con LNCN	% Error (ET)	Diferencia con LNCN
Señalización	LNCN	401,22 (10,08)		3,13 (0,72)	
	LNCO	384,82 (13,10)	-16,40 (6,45)	2,60 (0,58)	-0,53 (0,30)
	LOCN	420,96 (13,06)	19,74 (4,22)	3,37 (0,67)	0,24 (0,55)
	LOCO	410,70 (14,08)	9,48 (6,29)	3,81 (0,87)	0,68 (0,66)
VF	UVF	403,31 (13,04)		3,13 (2,77)	
	LVF	405,53 (11,52)		3,33 (0,68)	
UVF x Señalización	LNCN	398,73 (10,61)		2,80 (0,83)	
	LNCO	385,87 (14,25)	-12,86 (7,81)	2,89 (0,67)	0,08 (0,79)
	LOCN	422,20 (14,38)	23,47 (5,46)	3,05 (0,69)	0,24 (0,83)
	LOCO	406,46 (15,11)	7,73 (7,67)	3,77 (0,89)	0,96 (0,64)
LVF x Señalización	LNCN	403,71 (9,81)		3,45 (0,92)	
	LNCO	383,77 (12,13)	-19,94 (6,03)	2,32 (0,75)	-1,12 (0,69)
	LOCN	419,72 (11,93)	16,01 (3,76)	3,69 (0,78)	0,24 (0,98)
	LOCO	414,94 (13,50)	11,23 (6,04)	3,85 (0,92)	0,40 (1,11)

En esta tarea, como ya se indicó en el apartado 1.3.3., sólo se obtuvieron datos conductuales. Los ANOVA indicaron que los TR asociados a las respuestas correctas mostraron efectos significativos de la señalización ($F(3,33)=16,06$; $p<,0001$), pero no del VF ($F(1,11)=,647$; $p<,438$) ni de la interacción señalización x VF ($F(3,33)=2,27$; $p<,099$). En las comparaciones por pares de las condiciones de señalización con corrección mediante Bonferroni, las condiciones con señalización de la localización (LO-) obtuvieron tiempos de respuesta más lentos que las condiciones con la localización sin señalar (LN-).

Por el contrario, las condiciones en las que la señal y el *target* compartían el color (-CO) presentaron TR más rápidos. Las diferencias significativas se encontraron entre LNCO y LOCN ($36,14 \pm 5,91$ ms; $p<,0001$), LNCO y LOCO ($25,88 \pm 3,96$ ms; $p<,0001$) y LNCN y LOCN ($p<,004$) (ver Tabla 6).

El análisis del porcentaje de errores ($3,23 \pm ,19$ %) no mostró significación de ninguno de los efectos principales (señalización: $F(3,33)=1,65$; $p<,197$; VF: $F(1,11)=,567$; $p<,467$) ni en la interacción señalización x VF ($F(3,33)=,493$; $p<,690$).

En esta tarea, el análisis de los posibles efectos de los factores mano de respuesta y color del *target* tampoco mostró diferencias relacionadas con el efecto de la mano de respuesta ($F(1,11)=4,28$, $p<,063$), con el del color del *target* ($F(1,11)=,044$, $p<,837$), ni con las posibles interacciones con los efectos principales (señalización x mano de respuesta: $F(3,33)=,646$, $p<,591$; señalización x color del *target*: $F(3,33)=,110$, $p<,954$; VF x mano de respuesta: $F(1,11)=2,32$, $p<,156$; VF x color del *target*: $F(1,11)=,009$, $p<,925$).

4.2 TAREA HORIZONTAL DE DISCRIMINACIÓN DEL COLOR

4.2.1 Ejecución conductual

Los análisis realizados sobre los TR asociados a las respuestas correctas mostraron efectos significativos tanto de la señalización ($F(3,57)=8,76$; $p<,0001$) como de la compatibilidad E-R ($F(1,19)=16,25$; $p<,001$, con TR $17,36 \pm 4,31$ ms más lentos ante los ensayos incompatibles, ver Tabla 7). Específicamente, en las comparaciones por pares de los niveles de señalización se encontró que la mayor diferencia se dio entre las condiciones LOCO y LNCN ($p<,108$, ver Tabla 7). LOCO y LNCO se diferenciaron significativamente en $15,82 \pm 4,28$ ms ($p<,009$), teniendo respuestas más lentas la condición LOCO. Por último, la otra condición señalizada espacialmente, LOCN, se asoció con respuestas significativamente más lentas comparada con LNCN ($p<,029$) y con LNCO ($11,97 \pm 3,25$ ms, $p<,010$). La interacción señalización x compatibilidad E-R no mostró significación estadística ($F(3,57)=,937$, $p<,429$) (ver Tabla 7).

El análisis del porcentaje de errores ($2,42 \pm 1,85$ %) no mostró diferencias significativas en función de la señalización ($F(3,57)=,402$; $p<,752$), ni de la compatibilidad E-R ($F(1,19)=,308$; $p<,585$), pero sí en las interacciones señalización x compatibilidad E-R ($F(3,57)=4,96$; $p<,004$). Las comparaciones por pares con corrección mediante Bonferroni mostraron que sólo existió diferencia significativa entre los porcentajes de errores de las condiciones compatible e incompatible en la condición LOCO de señalización de localización y color, con una diferencia de medias de $0.70 \pm .32$ % más errores cuando la localización del E y la mano de R eran incompatibles ($p<,039$).

En cuanto a los posibles efectos de los factores VF donde se presentó el *target* (LfVF, RVF), mano de respuesta (izquierda, derecha) y color del *target* (azul, rojo), no se hallaron diferencias significativas relacionadas con ninguno de ellos (VF: $F(1,19)=,497$; $p<,489$; mano de respuesta: $F(1,19)=,038$, $p<,848$; color del *target*: $F(1,19)=2,27$, $p<,148$). Tampoco se

observaron efectos de las posibles interacciones entre estos factores y alguno de los efectos principales (señalización x VF: $F(3,57)=,372$, $p<,700$, $\epsilon=,693$; señalización x mano de respuesta: $F(3,57)=2,45$, $p<,073$; señalización x color del *target*: $F(3,57)=,440$, $p<,725$; compatibilidad E-R x VF: $F(1,19)=,038$, $p<,848$; compatibilidad E-R x mano de respuesta: $F(1,19)=,497$, $p<,489$; compatibilidad E-R x color del *target*: $F(1,19)=,002$, $p<,963$).

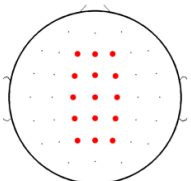
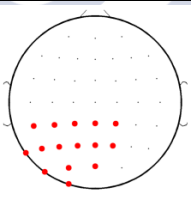
Tabla 7. Tarea de discriminación de color horizontal: valores medios de TR en ms y porcentaje de errores (% Error), con su error típico (ET), para los niveles del factor señalización, compatibilidad E-R y de la interacción de ambos.

Discriminación del color horizontal					
		TR (ET)	Diferencia con LNCN	% Error (ET)	Diferencia con LNCN
Señalización	LNCN	557,04 (27,84)		2,23 (0,41)	
	LNCO	558,76 (28,16)	1,72 (3,81)	2,43 (0,48)	0,20 (0,26)
	LOCN	570,73 (29,26)	13,69 (4,29)	2,38 (0,58)	0,15 (0,46)
	LOCO	574,57 (30,03)	17,53 (5,15)	2,65 (0,44)	0,42 (0,35)
Compatibilidad E-R	INC	573,95 (28,63)		2,58 (0,48)	
	COM	556,60 (28,97)		2,26 (0,52)	
INC x Señalización	LNCN	563,41 (27,43)		2,65 (0,57)	
	LNCO	568,63 (28,51)	5,22 (4,71)	1,85 (0,44)	-0,80 (0,38)
	LOCN	578,25 (28,64)	14,84 (5,43)	2,45 (0,75)	-0,20 (0,62)
	LOCO	585,52 (30,57)	22,11 (7,21)	3,35 (0,56)	0,70 (0,53)
COM x Señalización	LNCN	550,68 (28,50)		1,80 (0,39)	
	LNCO	548,88 (28,03)	-1,80 (4,79)	3,00 (0,78)	1,20 (0,51)
	LOCN	563,20 (30,26)	12,52 (5,33)	2,30 (0,65)	0,50 (0,56)
	LOCO	563,62 (29,74)	12,94 (5,38)	1,95 (0,52)	0,15 (0,44)

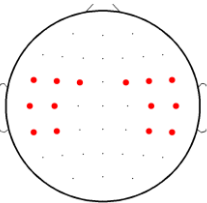
4.2.2 Potenciales Evocados

Tabla 8. Tarea horizontal de discriminación del color. Condición de compatibilidad E-R, segmentos temporales y electrodos seleccionados a partir de los análisis preliminares para los posteriores ANOVA de medidas repetidas

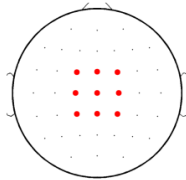
Efecto de la señalización de la localización: LOCN - LNCN

		N1	Onda diferencial	P3
E-R incompatible	Latencia	150-182 ms	---	---
	Electrodos	 <p>F1, Fz, F2, FC1, FCz, FC2, C1, Cz, C2, CP1, CPz, CP2, P1, Pz y P2</p>	---	---
E-R compatible	Latencia	156-206 ms	---	---
	Electrodos	 <p>CP5, CP3, CP1, CPz, CP2, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, PO7, PO3, POz y O1</p>	---	---

Efecto de la señalización del color: LNCO - LNCN

		N1	Onda diferencial	P3
E-R incompatible	Latencia	---	---	450-510 ms
	Electrodos	---	---	 <p>FC5, FC3, FC1, FC2, FC4, FC6, C5, C3, C4, C6, CP5, CP3, CP4 y CP6</p>

Efecto de la señalización de la localización y del color: LOCO - LNCN

		N1	Onda diferencial	P3
	Latencia	134-160 ms	---	---
E-R incompatible	Electrodos	 FC1, FCz, FC2, C1, Cz, C2, CP1, CPz, CP2	---	---

4.2.2.1 Efectos de la señalización de la localización (LOCN – LNCN)

Los resultados de los ANOVA sobre los valores de amplitud media calculados en las ventanas temporales y electrodos con diferencias significativas en los análisis preliminares mostraron los siguientes efectos significativos. En los ensayos E-R compatibles, el factor señalización de la localización fue significativo, indicando que la condición LOCN tuvo menor amplitud en el rango de latencias de N1 (de 156 a 206 ms; $F(1,19)=9,47$, $p<,006$). La mayor diferencia se observó en el electrodo P1 (diferencia de medias: $1,51 \pm ,49 \mu V$, $p<,006$) (ver tabla 8). El factor electrodo también mostró diferencias significativas ($F(14,266)=5,30$, $p<,009$, $\epsilon=,146$), con valores de amplitud media mayores en electrodos centro-parietales y parietales, reduciéndose en electrodos de línea media (mayor amplitud media en CP3: $-2,30 \pm ,60 \mu V$), pero no así la interacción entre señalización de la localización y electrodo ($F(14,266)=,314$, $p<,700$, $\epsilon=,123$). En la condición E-R incompatibles, de nuevo resultó significativo el factor señalización, que mostró la existencia de menor amplitud del trazado de la condición LOCN en N1 (de 150 a 182 ms; $F(1,19)=12,56$, $p<,002$), con una diferencia máxima registrada en CPz ($1,42 \pm ,43 \mu V$, $p<,003$) (ver Figura 17).

El efecto electrodo también alcanzó significación estadística ($F(14,266)=6,87$, $p<,004$, $\epsilon=,128$), que indicó mayor amplitud en electrodos anteriores (máxima diferencia $-3,02 \pm ,59 \mu V$ en FCz y $-3,02 \pm ,60 \mu V$ en FC2), pero no la interacción entre señalización de la localización y electrodo ($F(14,266)=1,45$, $p<,247$, $\epsilon=,111$).

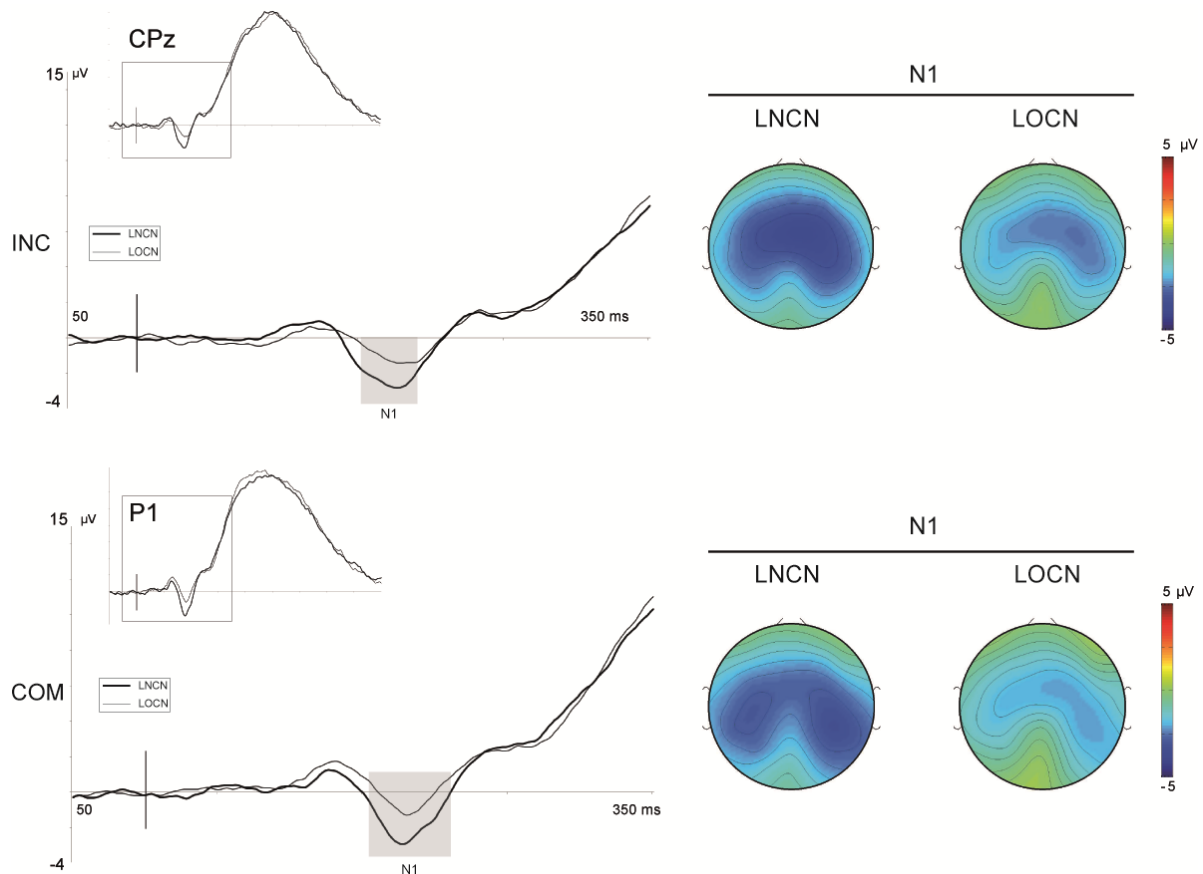


Figura 17. Tarea horizontal de discriminación del color: diferencias LOCN - LNCN en el rango de latencia de N1. A la izquierda se muestran ampliados los segmentos de las ondas en los electrodos con mayor diferencia entre las condiciones de señalización, separados en función de la compatibilidad (COM) / incompatibilidad (INC) estímulo-respuesta. En la parte superior se muestran los resultados para la condición incompatible y en la inferior para la compatible. Los intervalos temporales donde se encontraron diferencias significativas entre LOCN y LNCN están sombreados en gris. En la columna de la derecha se muestran los mapas de voltaje que corresponden a los intervalos sombreados.

4.2.2.2 Efectos de la señalización del color (LNCO – LNCN)

Los resultados de los ANOVA no mostraron efectos de señalización del color en la condición E-R compatible, pero sí en la incompatible. Concretamente, en la latencia de P3 (450–510 ms), el trazado correspondiente a la señalización del color (LNCO) presentó menor amplitud media que el de la condición LNCN ($F(1,19)=9,03$, $p<,007$), encontrándose la mayor diferencia en el electrodo FC3 ($1,10 \pm ,33 \mu V$, $p<,004$) (ver Tabla 8 y Figura 18). El efecto electrodo también fue significativo ($F(13,247)=30,52$, $p<,0001$, $\epsilon=,150$), mostrando mayor amplitud media en los electrodos posteriores (máxima en CP4: $11,91 \pm 1,26 \mu V$). La interacción entre señalización del color y electrodo no mostró significación estadística ($F(13,247)=,731$, $p<,507$, $\epsilon=,180$).

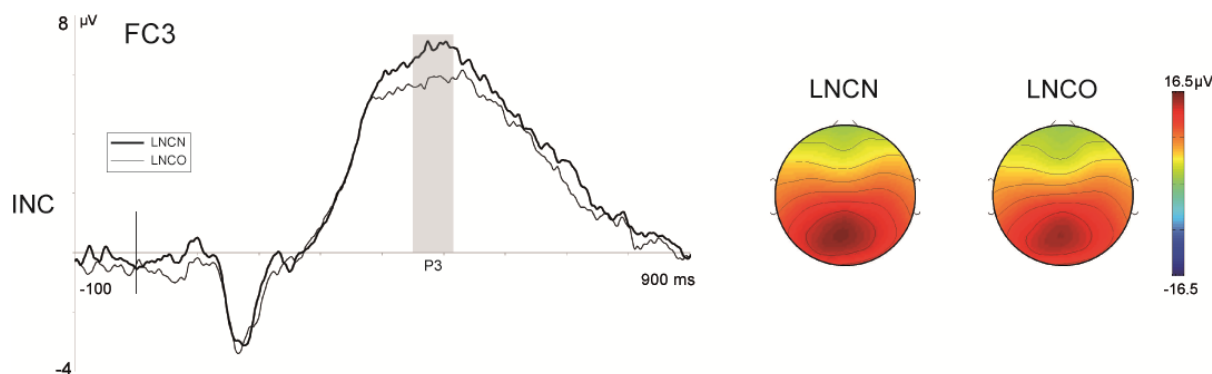


Figura 18. Tarea horizontal de discriminación del color. Diferencias LNCO - LNCN en el rango de P3 para la condición de incompatibilidad estímulo-respuesta (INC). A la izquierda se muestra el trazado de las ondas en el electrodo donde se observaron las mayores diferencias entre condiciones, sombreado en gris el rango de latencia donde fueron significativas. A la derecha se muestra el mapa de voltaje en el rango sombreado.

4.2.2.3 Efectos de la señalización de la localización y del color (LOCO – LNCN)

La comparación de la condición con la localización y el color señalizados con la condición sin señalización arrojó diferencias sólo cuando el *target* apareció en la localización opuesta a la mano de respuesta (E-R incompatibles). Esta diferencia consistió en una reducción de la amplitud en la fase inicial de N1 (134-160 ms) cuando tanto localización como color habían sido señalizados (ver Tabla 8 y Figura 19). Fueron significativos los efectos electrodo ($F(8,152)=16.36$, $p<.0001$, $\epsilon=.202$), diferenciándose los electrodos centro-parietales, con menor amplitud, y señalización ($F(1,19)=4.57$; $p<.046$). La mayor diferencia entre condiciones de señalización se encontró en el electrodo Cz ($-1.26 \pm .53 \mu V$, $p<.030$). La interacción entre señalización y electrodo no fue significativa ($(F(8,152)=1.79$, $p<.177$, $\epsilon=.273$).

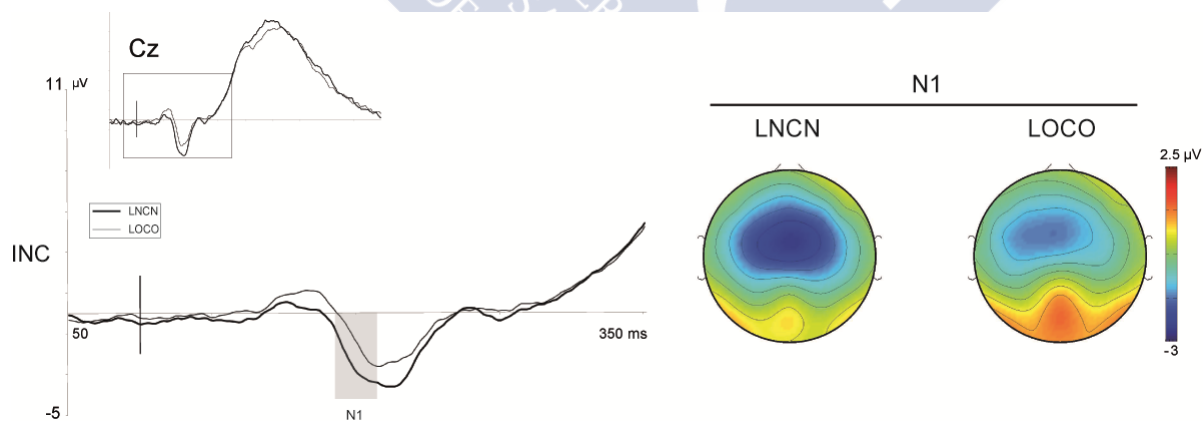


Figura 19. Tarea horizontal de discriminación del color: diferencias LOCO - LNCN en el rango de N1 en la condición de incompatibilidad estímulo-respuesta (INC). A la izquierda se muestra el trazado de las ondas en el electrodo donde se observaron las mayores diferencias entre condiciones, sombreado en gris el rango de latencia donde fueron significativas. A la derecha se muestra el mapa de voltaje en el rango sombreado.

4.2.2.4 Resumen parcial

Conductualmente se observaron efectos principales del factor de señalización, con respuestas más lentas en las condiciones con la localización señalizada, y del factor de compatibilidad E-R, con tiempos de respuesta más largos para la condición incompatible. No se encontró significación en cuanto al porcentaje de errores en ninguno de estos factores, pero

sí en su interacción, con un porcentaje de errores mayor en la condición incompatible que en la compatible cuando la localización y el color habían sido señalizados (LOCO).

Los PE mostraron reducción en la amplitud de N1 en la condición con localización señalizada (LOCN) tanto para ensayos compatibles como incompatibles, en un segmento de duración ligeramente mayor en la condición compatible, registrado en electrodos centro-parietales principalmente izquierdos, con un patrón asimétrico, a diferencia de la distribución simétrica y cercana a línea media en la condición incompatible. En la condición LOCO, esta reducción de N1 sólo se encontró en los ensayos incompatibles, en electrodos fronto-centrales, centrales y centro-parietales en torno a línea media. En los ensayos con señalización del color (LNCO) y E-R incompatibles, se encontró una reducción en la amplitud de P3 en electrodos fronto-centrales con lateralización izquierda.

4.3 RESUMEN GENERAL

4.3.1. Ejecución conductual

En general, los resultados mostraron un efecto de señalización de la localización que fue significativo en la ejecución conductual en todas las tareas de discriminación del color. Las condiciones en las que la localización del *target* fue la misma que la de la señal (LO-, señalización de la localización) tuvieron TR más lentos que aquellas en las que los *target* habían aparecido en una localización diferente a la de la señal (LN-) (ver Figura 20). La señalización del color, sin embargo, sólo afectó a los TR en la tarea vertical de discriminación del color con CTOA de 700 ms. Sin embargo, mientras que la señalización de la localización produjo mayores TR (efecto IOR), la del color en esta tarea produjo menores TR que, si bien no alcanzaron la significación estadística, indican una tendencia a un efecto de facilitación, que fue mayor cuando se compararon las condiciones de señalización de la localización y del color (LOCN - LNCO). Además, en esta tarea, cuando se comparó LOCO con LNCN se observó una reducción de la diferencia de TR entre ambas. La condición LOCO estaría afectada conjuntamente por la reducción de TR asociada a la señalización del color y por el enlentecimiento que acompaña a la señalización de la localización. Este hecho contrasta con los efectos observados en la condición LOCO en las otras tareas de discriminación (con CTOA de 2000 ms), en las cuales la comparación LOCO - LNCN produjo los mayores valores de diferencia en los TR.

Por otro lado, en la tarea vertical de discriminación de la localización se halló un efecto significativo de la señalización que se tradujo en un enlentecimiento de los TR en las condiciones con la localización señalizada. Sin embargo, este efecto global no alcanzó significación estadística en las comparaciones por pares.

El efecto de VF sólo fue significativo en la tarea vertical de discriminación de color, y en ningún caso se observó una interacción significativa con el efecto de la señalización. En cuanto a la tarea horizontal de discriminación del color, el efecto de compatibilidad E-R fue significativo (pero no su interacción con la señalización), mostrando TR más largos ante la condición incompatible.

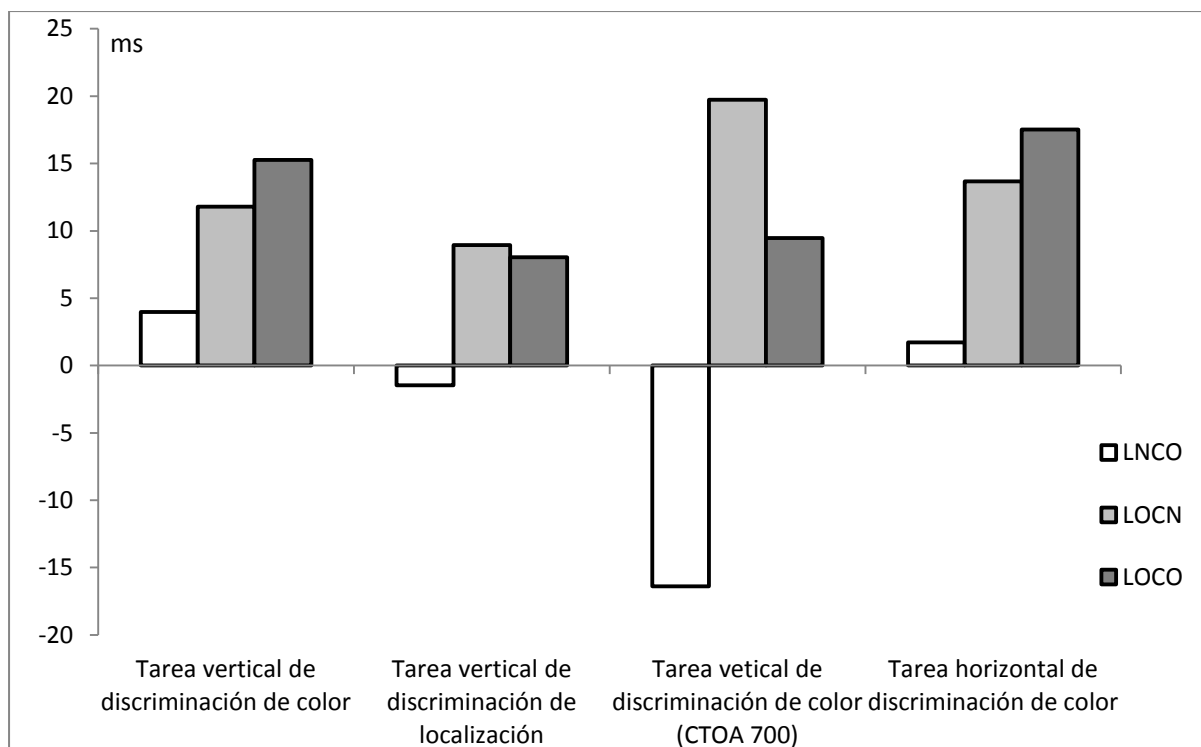


Figura 20. Diferencias de TR de las condiciones de señalización (LNCO, LOCN, LOCO) con respecto a la condición sin señalizar (LNCN) en cada tarea.

Los porcentajes de error no mostraron en general diferencias significativas entre las condiciones de señalización, entre VF, o entre las condiciones de compatibilidad E-R. En cuanto a su interacción, fue significativa en las tareas verticales (señalización x VF) y en la horizontal (señalización x compatibilidad E-R) de discriminación del color. En la tarea vertical, esta interacción mostró diferencias significativas en UVF entre LNCN y LOCO (las condiciones con menor y mayor porcentaje de errores, respectivamente). En cuanto al VF se observaron más errores en el LVF para las condiciones LNCO y en el UVF para LOCO. En el caso de la tarea horizontal, las comparaciones por pares indicaron que en la condición LOCO, los ensayos incompatibles tuvieron mayor número de errores que los compatibles.

4.3.2. Potenciales evocados

La señalización de la localización (comparación LOCN - LNCN) tuvo efectos sobre los PE obtenidos en todas las tareas, si bien este efecto presentó variaciones en las diferentes tareas tanto en los rangos de latencia afectados como en su polaridad y distribución pericraneal.

El efecto más temprano, correspondiente al rango de latencia de N1, que consistió en una reducción de su amplitud en la condición LOCN, fue el de mayor similitud entre tareas, si bien en la tarea vertical de discriminación del color su distribución pericraneal varió en función del hemisferio visual en el que se presentó el target, mientras que en el resto no presentó tales variaciones.

Los efectos de la señalización de la localización fueron más variables sobre las ondas diferenciales observadas en la fase de ascenso de la onda P3 (Nd y Pd). Así, en la tarea vertical de discriminación del color se registró una Nd con distribución en electrodos posteriores en el LVF, mientras que en el UVF se observó una Pd en latencias más tardías y distribución en electrodos anteriores. En la tarea vertical de discriminación de la localización,

en la que no se observaron diferencias en función del VF, se registraron ondas diferenciales positivas (Pd) tanto en el LVF como en el UVF en las condiciones en las que había señalización de la localización. En esta tarea, además, la señalización de la localización (relevante para la tarea en este caso) se acompañó de un aumento en la amplitud de la onda P3 en el UVF. Los efectos de la señalización de la localización en la tarea horizontal de discriminación del color, que no variaron en función del VF, se tradujeron igualmente en una disminución de la amplitud de N1 y no se encontraron diferencias significativas en ninguno de los niveles del factor compatibilidad E-R.

La señalización del color (comparación LNCO - LNCN) se asoció a una reducción de la amplitud de P3 solamente en las tareas de discriminación del color (vertical y horizontal). En la tarea de vertical, este efecto sólo se dio en el UVF, mientras que en la tarea horizontal, la disminución de P3 sólo se observó, independientemente del hemicampo visual, en la condición E-R incompatible. En ninguno de estos casos, la aparición de este efecto en la amplitud de P3 estuvo acompañada de un efecto de la señalización del color sobre los TR.

La señalización de la localización y el color (comparación LOCO – LNCN) presentó efectos que guardan cierta similitud con los de la señalización de la localización (LOCN). En la tarea vertical de discriminación del color se repitió el patrón de disminución en N1 y de aparición de las ondas Nd (LVF) y Pd (UVF), con una latencia de aparición similar, siendo la Nd un poco más breve que Pd (70 ms frente a 132 ms). En la tarea vertical de discriminación de la localización no se encontraron efectos ni en N1 ni en P3, pero los resultados mostraron el mismo patrón general en las ondas diferenciales (Nd y Pd) que en la tarea vertical de discriminación del color: Nd posterior en el LVF y Pd un poco más tardía y anterior en el UVF. En cuanto a la tarea horizontal de discriminación del color, se encontró reducción de la amplitud de N1 en la condición LOCO pero en este caso sólo para los ensayos E-R incompatibles.

5 DISCUSIÓN

El principal objetivo de la presente tesis doctoral fue explorar los correlatos conductuales y electrofisiológicos (PE) de la IOR espacial y no espacial, tratando así de aportar nuevos datos sobre las bases neurocognitivas de estos fenómenos. Para ello se emplearon tareas de atención visuoespacial cuyos parámetros permitieron observar los efectos de la señalización asociados a la IOR en experimentos previos.

Con el diseño de tareas empleado, nuestros resultados permiten concluir, en general, que la señalización espacial y la no espacial producen efectos diferentes, como se discutirá en los siguientes apartados. Las diferencias observadas entre ambos efectos parecen indicar que existe una disociación entre la señalización espacial y la no espacial. En la literatura científica existente los resultados son discrepantes. Así, estudios previos han encontrado semejanzas entre los efectos conductuales de ambos tipos de señalización (el aumento de los TR, un curso temporal semejante, etc.) que en algunos casos ha llevado a que se los englobe bajo la misma denominación de IOR (por ejemplo, en Hu et al., 2011). A estos fenómenos se les ha atribuido la función de optimizar los procesos perceptivos y de atención (y más recientemente motores), dificultando la reinspección de estímulos o localizaciones previamente atendidos. De esta forma, este mecanismo mejoraría el rendimiento en tareas como las de señalización o las de búsqueda visual (Klein, 2000). Sin embargo, la investigación hasta la fecha ofrece también resultados que indican que existen diferencias entre la señalización espacial y la no espacial, así como que es posible disociar los efectos de ambos tipos de señalización (ver Hu et al., 2014). Es, precisamente, en esas diferencias donde se fundamenta la perspectiva según la cual la IOR comprende más de un único mecanismo. En cualquier caso, a la hora de estudiar ambos efectos se hace necesario considerar que la comparación entre ellos se ve dificultada por la ausencia de una investigación tan extensa sobre la IOR no espacial como la existente sobre la IOR espacial. Además, las características del diseño de las tareas difieren, con frecuencia, de un experimento a otro, aún cuando se estudia el mismo tipo de señalización. Asimismo, los resultados de las distintas publicaciones científicas no siempre coinciden en definir qué relación guarda la IOR no espacial con la dimensión espacial de los estímulos o, más específicamente, si la señalización espacial es necesaria para encontrar efectos de IOR no espacial (por ejemplo, compárense los resultados de Hu y Samuel, 2011, con los de Chen et al., 2010). A este respecto, nuestro estudio permitió la comparación entre ambos tipos de señalización (y su posible interacción) dentro del mismo diseño experimental.

Para el estudio de estos fenómenos se ha recurrido frecuentemente al paradigma de señalización de Posner (1980), siendo la disposición horizontal de los estímulos la más habitual. Uno de los inconvenientes de este diseño es que puede conllevar efectos de incompatibilidad espacial E-R que interactúen con los de la IOR (véase Ivanoff et al., 2002). Por otra parte, existe evidencia de que la disposición de los estímulos en el eje vertical del campo visual puede provocar asimetrías entre el UVF y el LVF en el procesamiento de la información (Karim y Kojima, 2010), lo que es susceptible de interactuar con los efectos de

la IOR. Para analizar cómo afectan estos factores a los efectos de la señalización espacial y no espacial, en el presente trabajo empleamos cuatro tareas de señalización, combinando la señalización de la localización y la del color con la disposición horizontal o vertical de los estímulos en el campo visual. Como tarea-base se tomó una tarea de discriminación del color con disposición vertical, puesto que su diseño está libre de efectos de compatibilidad espacial E-R, al tiempo que permite comparar las posibles asimetrías entre UVF y LVF. Por otra parte, la utilización de la misma tarea pero empleando una disposición horizontal de los estímulos, nos permitió estudiar los efectos de la compatibilidad espacial E-R, los de la IOR, y las posibles interacciones entre ambos, sin la influencia de asimetrías visuales. Con este diseño, hemos encontrado efectos diferentes de la IOR en función de las asimetrías verticales (tareas verticales), y efectos atribuibles a la existencia de incompatibilidad espacial E-R (efecto Simon; tarea horizontal). Los resultados sobre estos efectos y su interacción con la IOR, serán tratados en los apartados 5.2 y 5.3 de la presente discusión.

5.1 EFECTOS DE LA SEÑALIZACIÓN

5.1.1 Efectos conductuales

En nuestros resultados conductuales se observaron efectos de la señalización espacial, indicativos de la existencia de IOR, y reflejados en un aumento de los TR en las condiciones en las que el *target* aparecía en la misma localización que el *cue*. Por el contrario, no se observaron efectos significativos de la señalización no espacial (repetición del color). La señalización conjunta de ambas dimensiones (localización y color) reprodujo los efectos de la IOR espacial, sin que apareciesen tampoco en esta condición efectos asociados a la señalización no espacial en los TR. A continuación se discutirán estos resultados para cada tipo de señalización.

5.1.1.1 Señalización de la localización

La repetición de la localización conllevó el enlentecimiento de los TR en las condiciones de señalización espacial (LOCN) de todas las tareas, lo que constituye el principal efecto de la IOR observado comúnmente en la literatura científica previa. La diferencia entre los ensayos sin señalización (LNCN) y los que contenían señalización espacial (LOCN) fue significativa en las tres tareas de discriminación del color, mientras que la tarea de discriminación de la localización fue la única en la que esta diferencia no alcanzó significación estadística, aún cuando el efecto del factor general de señalización fue significativo. Aún así, la tendencia de los resultados siguió el mismo patrón que en el resto de tareas. Cabe señalar en este caso que el número de participantes que se incluyeron en este experimento fue inferior al de la tarea-base, lo que podría ser una posible causa de que esta tendencia no alcanzase la significación estadística en las comparaciones por pares con corrección de Bonferroni. Por otra parte, el efecto de la señalización espacial también se encontró en la tarea con el CTOA de 700 ms, resultado que se ajusta al patrón temporal más frecuentemente observado en la literatura (véase Lupiáñez et al., 1997; Hu y Samuel, 2011), según el cual la IOR espacial en tareas de discriminación comienza a mostrar su efecto más tarde que en las de detección, en torno a los 700 ms (compárese por ejemplo con Samuel y Kat, 2003), decayendo hasta valores de CTOA relativamente largos (superiores a 3 s, véase Hu y Samuel, 2011). En otros casos se han encontrado los mayores efectos de la IOR espacial con valores de CTOA en torno a los 2000 ms (véase Langley et al, 2007). Atendiendo a este

curso temporal, el patrón del efecto de señalización sobre los TR se ajusta al esperado para la IOR espacial en tareas de este tipo.

El enlentecimiento en los TR relacionado con la señalización espacial se observó independientemente de la dimensión relevante para la tarea (la localización o el color). Este resultado reproduce el encontrado por Chen et al. (2010), en cuyo trabajo se empleó una tarea de discriminación de la localización y otra de discriminación del color. El diseño empleado en nuestras tareas fue muy similar al suyo, siendo los valores de CTOA de Chen et al. (2010) una de las principales diferencias entre ambos estudios (650-850 ms frente a los 2000 ms de nuestras tareas). En este sentido, la relevancia de la localización no parece modificar el curso temporal de la IOR espacial, puesto que, apoyándonos en los datos de Chen y colaboradores (2010), la IOR espacial está presente desde CTOA de aproximadamente 700 ms hasta los de 2000 ms empleados en el presente trabajo. Más allá de su curso temporal, el propio hecho de que la IOR espacial se encuentre en tareas en las que la localización no es relevante está de acuerdo con que la dimensión espacial es una característica fundamental de la información visual y del propio fenómeno de la IOR, según se propone desde las principales aproximaciones teóricas. Así, tanto la hipótesis de reorientación de la atención (Posner y Cohen, 1984), como el modelo trifactorial de Lupiáñez (2010) o la propuesta de habituación de la RO de Dukewich (2009) predecirían este resultado, ya que están basadas en la naturaleza espacial del efecto. Por un lado, la hipótesis de reorientación de la atención y la de la habituación de la RO, se fundamentan principalmente en los efectos de la señalización de la localización. Por otro lado, el modelo trifactorial propone, además, que la dimensión espacial de los estímulos es clave para determinar si un estímulo se considera una actualización de un objeto presentado anteriormente (en este caso el *cue*) o es un objeto nuevo. Observando en nuestras tareas el efecto de la IOR espacial, que mostró un patrón temporal de acuerdo al descrito para las tareas de discriminación empleadas en estudios previos, se puede considerar que nuestros resultados en las condiciones de señalización espacial se ajustan a las predicciones de los modelos y a los resultados de la literatura científica al respecto.

5.1.1.2 Señalización del color

En la tarea-base y en la tarea horizontal de discriminación del color, la señalización no espacial (repetición del color) se acompañó de un ligero enlentecimiento en las respuestas, que no alcanzó la significación estadística en ningún caso. En la tarea de discriminación de la localización, sin embargo, los TR se redujeron sutilmente en esta condición, indicando una ligera tendencia a la facilitación, que no alcanzó el nivel de significación estadística. Por último, en la tarea de discriminación del color con CTOA de 700 ms, la señalización del color presentó una tendencia más clara a la facilitación, aunque los contrastes fallaron igualmente en alcanzar la significación estadística. El único efecto significativo de la señalización del color se encontró en el porcentaje de errores de la tarea-base, en interacción con el factor del hemisferio visual, observándose en el LVF un número mayor de errores cuando *cue* y *target* compartían el mismo color. Este efecto resultó sorprendente, ya que atendiendo a la literatura previa sobre aspectos perceptivo-atencionales de las asimetrías visuales, el LVF ha mostrado ventajas en el procesamiento del color (Levine y McAnany, 2005). Avanzando algo en la discusión sobre el efecto de los VF, que se tratará en el apartado 5.2, si bien las diferencias en el porcentaje de errores no son centrales en el contexto de estudio de la IOR, la repetición del atributo no espacial podría tener un mayor efecto cuando los estímulos se presentan en el hemisferio inferior debido a su mayor resolución en procesos de discriminación de atributos no espaciales, como es el caso del color.

El conjunto de los resultados obtenidos con la señalización no espacial sobre los TR coinciden parcialmente con lo esperado. En concreto, son coherentes con los datos de investigaciones previas en lo relativo a la tendencia a la facilitación (no significativa) encontrada en la tarea con el CTOA de 700 ms, y a la ausencia de efectos en la tarea de discriminación de la localización. En el primer caso, la facilitación se ha observado en tareas de discriminación que emplearon un valor de CTOA similar (ver Hu y Samuel, 2011) mientras que, en otro tipo de tareas (detección), lo observado ha sido un efecto inhibitorio de la señalización no espacial (por ejemplo en Hu et al., 2014). En el segundo caso, la ausencia de efectos de la señalización del color en la tarea de discriminación de la localización es similar a la encontrada por parte de Chen et al. (2010).

La ausencia de efectos (prolongación del TR) por parte de la señalización no espacial en nuestras tareas de discriminación del color con CTOA de 2000 ms presenta tanto similitudes como discrepancias con la escasa literatura previa sobre esta clase de señalización. Así, existen resultados de estudios previos que muestran que, cuando se emplean valores de CTOA largos, la repetición del color genera un efecto significativo pero de menor magnitud que la señalización espacial (Hu et al., 2011). Sin embargo, existen igualmente resultados que muestran que el efecto no espacial se puede encontrar ya desde los CTOA más breves a los más largos. Así, por ejemplo, Zhou y Chen (2008) encontraron un efecto similar al de la IOR espacial con CTOA de 200 ms y de 650-850 ms (ver también Law et al., 1995; Hu et al., 2014). La variabilidad en el efecto de este tipo de señalización, y su menor magnitud, hace pensar que las variables experimentales manipuladas pueden ser importantes para la observación de la posible existencia de una IOR no espacial. Esta idea ya aparece recogida en el artículo de Law et al. (1995) sobre el resultado negativo de Kwak y Egeth (1992), donde se observó una pequeña tendencia inhibitoria de aproximadamente 5 ms (no significativa estadísticamente), similar a la encontrada en nuestra tarea-base. En relación con lo anterior, y siguiendo la argumentación de Ivanoff et al. (2002) sobre la relación entre el tamaño de la muestra y la magnitud del efecto que se pretende medir, la ausencia de ciertos efectos en los resultados de una investigación puede deberse a un insuficiente tamaño muestral, especialmente para observar efectos pequeños o muy variables. Sin embargo, esta posibilidad no explica adecuadamente los resultados de nuestra investigación. En primer lugar, el tamaño de nuestra muestra es comparable al de los artículos citados en los que se encuentra el efecto, incluso superior en algunos casos (12 participantes en Chen et al., 2010; 19 en Hu y Samuel, 2011; 13 en Zhou y Chen, 2008). En segundo lugar, los valores del índice η_p^2 obtenidos en los presentes resultados indican que, cuando el efecto de la señalización fue significativo, el tamaño del efecto de la señalización sobre los TR fue grande. Del mismo modo, cuando no se alcanzó significación estadística, como es el presente caso, el valor del tamaño del efecto fue menor. Por tanto, los valores de ambos estadísticos estarían apuntando a una ausencia real de la IOR no espacial asociada al color. Otra posibilidad que no se puede descartar es que la señalización del color obedezca a mecanismos diferentes a los de la IOR y que, de observarse efectos de la misma, se relacionen más con otros procesos que se activan dependiendo de los requisitos de la tarea empleada en cada caso.

Para la interpretación de los resultados de los estudios previos con tareas de discriminación en los que se han observado efectos de la señalización no espacial, éstos deberían contextualizarse en la aproximación teórica a partir de la cual fueron explicados. Por un lado, Chen y colaboradores (2010) apuntaron que la prolongación sobre los TR encontrada por ellos se debía a procesos de orientación dirigidos por los estímulos (*bottom-up*) cuando la señalización era espacial, y a procesos ejecutivos dirigidos a la realización de la tarea (*top-down*) cuando solamente se repetía la característica no espacial, de acuerdo con la hipótesis de reorientación de Posner (1984). Si trasladamos esta interpretación a nuestros resultados

conductuales podríamos suponer que los procesos *top-down* no estarían afectados por la señalización no espacial, mientras que en las otras condiciones sólo se verían afectados los procesos *bottom-up* (IOR espacial), que por otra parte han sido los tradicionalmente asociados a la IOR. Por otro lado, Hu y Samuel (2011), recurrieron al modelo trifactorial de Lupiáñez (2010), que les permitió explicar mejor que otras hipótesis la existencia de inhibición cuando se repetía la localización (debida al coste de detección) y de facilitación cuando se repetía el color (debida al beneficio de orientación y de selección espacial que aportaría la similitud entre los estímulos). En nuestro caso, sólo consideraríamos la facilitación si asumimos la tendencia no significativa en la tarea de discriminación del color con CTOA de 700 ms, lo que, desde un nivel estrictamente conjetural, se interpretaría como el beneficio por la proximidad temporal entre el *cue* y el *target*. Siendo rigurosos, la ausencia de efectos significativos de la señalización del color en la presente tesis indicaría que la señalización no espacial no produce ni beneficios ni costes en el tiempo de respuesta a los estímulos *target* que comparten el mismo color que el *cue*, siendo su efecto mucho menos robusto que el de la señalización espacial, más sensible a factores del diseño experimental, o estando relacionado con otros procesos diferentes a los implicados en la IOR, como se ha señalado más arriba.

Si se atiende a las variables de diseño manipuladas en otros experimentos en los que la IOR no espacial tampoco fue evidente (o su efecto no fue significativo, como por ejemplo en Kwak y Egeth, 1992), no parece que ninguna variable en concreto haya sido esencial en relación con este efecto. Así, se puede descartar que el tipo de tarea provoque la ausencia de la IOR no espacial, ya que se dio tanto en tareas de detección como de discriminación (por ejemplo, Hu et al., 2011 y Zhou y Chen, 2008). Otros parámetros del diseño, como se recoge en Hu et al. (2011), han permitido observar efectos más robustos de la IOR no espacial. Concretamente, la presentación de los estímulos sobre el punto de fijación ocular (Zhou y Chen, 2008), los CTOA inferiores a 300 ms (Law et al., 1995) o el empleo de *cue-back* (Chen et al., 2010). Aún considerando que estos aspectos permiten una mejor observación del efecto, no explicarían su ausencia en nuestros resultados, puesto que la IOR no espacial se ha podido registrar con CTOA más largos (Hu et al. 2013, 2014), con estimulación periférica (Chen et al. 2010; Hu et al., 2011, 2013, 2014; Riggio et al., 2004) o sin emplear *cue-back*¹⁹ (Hu et al. 2011). A este respecto, Hu et al. (2013) también señalan que la IOR no espacial es ligeramente más potente en tareas con una mayor complejidad estimular. Así, empleando tareas de detección con 2, 4, 6 y 8 localizaciones y CTOA desde los 200 hasta los 3500 ms, estos autores observaron que los efectos de la señalización no espacial fueron superiores en las tareas con mayor número de posibles localizaciones, (mayor complejidad estimular, ver figura 4 en la Introducción de su artículo). Puesto que nuestro diseño no posee este grado de complejidad, podría considerarse una de las características que explicarían que no se haya registrado el efecto de la señalización del color en nuestros resultados. Tratando de dar una explicación que englobe todas las variables que se pueden considerar intervinientes en los trabajos existentes sobre señalización espacial, y recogiendo de nuevo la interpretación de Law et al. (1995) sobre el resultado de Kwak y Egeth (1992), la falta de diferencias en nuestros resultados indicaría una atenuación del efecto en lugar de una ausencia real, debido

¹⁹ Con este tipo de señalización, el *cue-back*, además de presentarse normalmente en un localización diferente a las que se utilizan para el *cue* y el *target* (en el punto de fijación en esta tesis), tiene un color diferente al de los otros estímulos. Law et al. (1995) y Chen et al. (2010) explican su función a través de la hipótesis de reorientación, siendo el color del *cue-back* un valor neutral en la dimensión color, esto es, un color que no es compartido con los otros estímulos y que sea capaz de desplazar la atención que se presta al color del *cue*. Por otra parte, Hu et al. (2011), señalaron que bajo ciertas condiciones puede ser un factor clave, pero descartaron su necesidad en tareas con diseños más complejos (con más localizaciones o en las que se presentan más estímulos, por ejemplo).

al uso de un diseño que permitiría maximizar su efecto conductual. De todas formas, de la discusión del conjunto de resultados obtenidos con los potenciales evocados, se podrá apreciar que, en los estudios incluidos en la presente tesis los efectos asociados a la repetición del color llevarían a concluir que la señalización no espacial genera efectos más relacionados con la evaluación post-perceptiva de la dimensión relevante para la tarea de discriminación que con la IOR, al menos con las características de las tareas empleadas aquí (ver apartado 5.1.2.).

5.1.1.3 Señalización de la localización y del color

En nuestros datos se encontró un enlentecimiento de los TR asociado a la condición en la que se señalaron conjuntamente la localización y el color del *target* (LOCO). Este enlentecimiento se debió principalmente a la señalización espacial, ya que los TR en la condición LOCO fueron superiores a los de la condición de señalización del color (LNCO), mientras que no se encontraron diferencias significativas con la condición de señalización espacial (LOCN), sobre todo en las tareas con CTOA largo. Así, en la tarea con el CTOA de 700 ms, aunque la diferencia no alcanzó significación estadística, la condición LOCO obtuvo TR inferiores a la condición LOCN (aproximadamente 10 ms), mientras que en las tareas de discriminación del color con CTOA de 2000 ms la tendencia fue la contraria, siendo la media de la condición de señalización conjunta sutilmente superior a la condición de señalización espacial (de nuevo no significativa). Al igual que los resultados de la condición LOCN, en la condición LOCO el efecto de señalización espacial tampoco se vio afectado por la condición relevante para la tarea (color o localización). Además del efecto sobre los TR, en el análisis sobre el porcentaje de errores no se hallaron diferencias debidas al efecto de esta señalización en ninguna de las tareas (aunque existieron diferencias significativas en la interacción de la señalización con el VF y con la compatibilidad E-R, que serán discutidas en los apartados 5.2 y 5.3 respectivamente).

Como ya se ha señalado, la comparación de los resultados de la condición LOCO con las otras condiciones de señalización no mostró diferencias significativas con la condición LOCN, mientras que la diferencia con LNCO fue significativa en todas las tareas. Esto permite concluir que el efecto de enlentecimiento del TR encontrado cuando tanto localización como color fueron señalizados se debió esencialmente a la presencia de la IOR espacial en esos ensayos.

Es objeto de discusión en el estudio de la IOR tanto si los efectos de la señalización espacial y no espacial tienen un patrón aditivo o no, o si la repetición de la localización es necesaria para observar la IOR no espacial. La respuesta a esta pregunta implicaría la independencia de ambos efectos o la primacía del efecto espacial sobre el no espacial respectivamente, habiéndose encontrado datos en estudios previos que soportan ambas posibilidades. Específicamente, en Hu y Samuel (2011) la IOR espacial fue hallada en todos los casos en los que el *target* se presentaba en la misma localización que el *cue*, mientras que la repetición del color sólo conllevó facilitación. En Hu et al. (2014) se observaron efectos de la señalización no espacial en las localizaciones señalizadas, sin efectos espaciales sobre los TR. Por el contrario, el resultado de Chen et al. (2010) indica el patrón opuesto, obteniendo diferencias en función de la característica relevante para la discriminación. Cuando la discriminación se basaba en la localización, sólo obtuvieron IOR espacial, sin efecto por repetición del color. Cuando emplearon una tarea de discriminación del color, encontraron un efecto alternante de ambos tipos de señalización: IOR espacial cuando el color no era repetido e IOR no espacial cuando se señaló únicamente el color. La hipótesis de reorientación aducida por estos autores indicaría en estos casos que la atención se mantendría

espacialmente siempre en la misma localización, sin desplazarse, por lo que sería forzoso el empleo del *cue-back* para conseguir alejar el foco atencional del color del *cue*. Sin embargo, en la condición LOCO en Chen et al. (2010) se produjo un efecto de prolongación del TR, aunque no es posible determinar el peso de cada tipo de señalización (espacial y no espacial) en esta condición atendiendo a los resultados de los análisis presentados por los autores (ver Figura 4 B). Dado que nuestros resultados no mostraron signos de IOR no espacial aún cuando la repetición del color tuvo lugar en una localización ya atendida, se demuestra que la repetición espacial no es suficiente para que se observe una posible IOR no espacial.

Para finalizar, cualquier interpretación de los resultados con señalización conjunta debe tener en consideración que la similitud entre los efectos espaciales y no espaciales no permite asumir, necesariamente, que un mismo mecanismo esté actuando en ambas modalidades de señalización (Fuentes et al., 1999; Grison, Kessler, Paul, Jordan y Tipper, 2005; Zhou y Chen, 2008), aunque en ambos casos se obtengan resultados conductuales similares (mayores TR). Esta interpretación ha sido defendida por varios autores en los últimos años, entre los cuales destacan Berlucchi (2006), Dukewich (2009) y Dukewich y Klein (2015). Describir la IOR desde una visión fenomenológica, fundamentada en el enlentecimiento del tiempo de respuesta pero independiente de los mecanismos que subyacen al efecto, impediría acotar el término de IOR y elaborar una definición funcional, dificultando, por consiguiente, su estudio exhaustivo. Dado que no se puede asumir a priori que ambos efectos tengan la misma base funcional, la interpretación de los resultados no puede aplicar el mismo modelo para un efecto espacial y para un efecto no espacial. Por tanto, es pertinente abordar la cuestión de si es el mismo mecanismo el responsable de la IOR espacial y la no espacial, o de si, al menos, ambos efectos comparten algún mecanismo en común, teniendo en cuenta que la IOR se ha considerado un fenómeno complejo. En este sentido, el análisis de la actividad electrocortical reflejada por los PE permitirá realizar un acercamiento a tales cuestiones desde una perspectiva neurofuncional.

En síntesis, el efecto espacial es prominente en nuestros resultados, que son más semejantes a los encontrados por Hu y Samuel (2011). Por otra parte, los datos de la tarea con el CTOA más breve sólo parecen apuntar a que el efecto de la señalización es evidente en la condición LOCN, no así en la condición LOCO (a pesar de presentar una tendencia a tener unos TR superiores). El CTOA podría ser la causa de que no se observe en este caso el efecto, dado que el curso temporal de la IOR es más tardío en tareas de discriminación. Otra opción explicativa puede fundamentarse en el efecto aditivo de la repetición del color y de la repetición espacial, por el cual el sesgo hacia la facilitación no espacial contrarrestaría el efecto de la IOR espacial en los TR. A pesar de esta distinción entre una IOR basada en coordenadas espaciales y de una IOR basada en cambios en otras características de los objetos (como el color), en futuras investigaciones será interesante definir las condiciones y diseños con los que se obtiene la IOR no espacial, cuál es su relación con la señalización de la localización y cómo se comportan los efectos de forma conjunta, tratando de entender y dar respuesta a la variabilidad de los resultados entre experimentos. Por último, el empleo de medidas neurofuncionales que permitan analizar la actividad cerebral asociada a estos tipos de señalización, y asociarla a los efectos conductuales, permitiría estudiar los procesos neurocognitivos que se ven modulados por cada uno de ellos y, de no ser los mismos, ayudar a discernir si se puede hablar de IOR espacial y no espacial o si se trata de procesos diferentes. En los siguientes párrafos se discute, en este sentido, el conjunto de resultados obtenidos en función de la señalización espacial y no espacial sobre los trazados de PE visuales analizados en esta tesis doctoral.

5.1.2 Efectos sobre los PE

Los resultados conductuales apuntan a que la señalización de la localización es fundamental para observar el efecto de la IOR, independientemente de que la tarea requiera de la discriminación de otra característica o de la simple detección de un estímulo. En cualquiera de estos casos parece necesaria la implicación de una base neural relacionada con el procesamiento de la información espacial. Si bien hay un gran número de trabajos orientados a esclarecer las bases neurales de la IOR, no siempre se han encontrado datos satisfactorios. Dentro de los actuales retos en la investigación de la IOR se encuentra distinguir qué sustrato o sustratos neurales se relacionan con este fenómeno y a qué procesos afecta. Para ello, ha sido relevante la información proveniente de estudios electrofisiológicos y, dentro de ellos, los realizados con PE.

Los efectos de la señalización espacial sobre los PE se han encontrado tanto en el procesamiento temprano de la información visual (reflejados principalmente en los componentes P1 y N1), como en procesos posteriores y más próximos a la respuesta (como las ondas diferenciales o P3), aunque con diferencias en los resultados entre estudios, como se discutirá en los siguientes apartados.

En nuestros resultados, la señalización (tanto espacial como no espacial) no tuvo efectos significativos sobre el componente P1 en ninguna de las tareas ni condiciones. Algunas investigaciones previas han apuntado que P1 podría reflejar la actividad electrocortical en áreas visuales relacionada con el efecto de la señalización espacial (por ejemplo, Martín-Arévalo et al., 2014), pero la marcada variabilidad observada entre estudios previos en lo relativo a los efectos de la señalización sobre esta onda, y su asociación o no con la IOR, no permiten asumir que exista una relación directa entre ambas (véase apartado 5.1.2.1).

El efecto más temprano de la señalización sobre el trazado de los PE visuales ante el target en los estudios que constituyen la presente tesis, fue el de reducciones en la amplitud de N1 asociadas a la señalización espacial en las tres tareas en las que se registraron estos PE. Sin embargo, no existieron diferencias en ningún caso asociadas a la señalización del color. Por su parte, la señalización conjunta de la localización y del color solamente produjo disminución en la amplitud de N1 en la tarea-base y en la condición incompatible de la tarea horizontal, pero no en la tarea de discriminación de la localización. En la literatura previa, como se verá en el apartado 5.1.2.2, los resultados sobre los efectos de la señalización en N1 y su asociación con la IOR han sido igualmente divergentes entre estudios, sin mostrar un patrón que asocie claramente las modulaciones de esta onda con el fenómeno de la IOR.

En el rango de latencias comprendido entre el pico de N1 y el de P3 se encontraron, en esta tesis, ondas diferenciales asociadas a la señalización espacial, tanto en la condición de señalización de la localización como en la condición de señalización conjunta de localización y color. La condición de señalización del color no se asoció a ningún efecto significativo en este rango de latencias. En la tarea-base, cuando se presentó un estímulo *target* señalado espacialmente en el LVF, estas ondas tuvieron signo negativo (Nd) y una distribución pericraneal posterior, mientras que cuando se presentaron en el UVF se registraron como positivities (Pd), con una distribución pericraneal anterior y una latencia más tardía. Por otra parte, en la tarea de discriminación de la localización se observaron Pd en ambos hemisferios visuales ante señalización espacial, y la señalización conjunta de la localización y del color permitió observar de nuevo las ondas Nd y Pd en LVF y UVF respectivamente, tanto en la tarea-base como en la tarea de discriminación de la localización, mientras que en la tarea horizontal no se encontraron ondas diferenciales en ninguna condición de señalización. Recientemente se ha propuesto que la Nd es el correlato de la actividad neural

asociada a la IOR (Satel et al., 2014), lo que se vería apoyado por nuestros resultados en las tareas verticales, pero no por los encontrados con una disposición horizontal de los estímulos. Estos resultados, y la vinculación de estas ondas con la señalización y la IOR, serán interpretados y discutidos teniendo en cuenta los datos de estudios previos en el apartado 5.1.2.4.

La onda P3 ha sido estudiada en el contexto de la IOR con menor frecuencia, y los escasos estudios existentes no han encontrado una relación entre sus variaciones y el enlentecimiento de los TR asociado a la IOR (por ejemplo, Prime y Jolicoeur, 2009b). Los presentes resultados mostraron variaciones en la amplitud de P3 asociadas a la señalización del color en dos de las tareas empleadas (en la tarea base y en la condición E-R incompatible de la tarea horizontal), y a la señalización de la localización en la tarea de discriminación de la localización (UVF). Estos resultados, que se discutirán en el apartado 5.1.2.3, no fueron consistentes con un efecto de la IOR, siendo más probable que fuesen debidos a otras variables relacionadas con la evaluación de la dimensión relevante para la tarea de discriminación.

Por último, contrariamente al efecto de la señalización espacial, no existen en este ámbito estudios previos de PE que hayan manipulado la señalización no espacial. El único estudio en el ámbito neurocientífico sobre los efectos de la señalización del color, realizado con IRMf, mantiene que existe una IOR no espacial, y la asocia con estructuras de la red ejecutiva frontal (Chen et al., 2010). En nuestros resultados no se observaron efectos conductuales de la señalización del color, y los encontrados en los PE no permiten asociarlos, en principio, a la existencia de una IOR no espacial, como se discutirá en el apartado 5.1.2.3.2.

5.1.2.1 Efectos sobre P1

Nuestros datos no mostraron efectos de la señalización en la amplitud de P1 en ninguna de las tareas ni condiciones empleadas. Este resultado se contrapone al de diversos estudios previos en los que se encontraron modulaciones de la amplitud de P1 en los ensayos con señalización espacial y que fueron relacionados con la observación del efecto de la IOR sobre los TR. La onda P1 se ha vinculado con la actividad de las áreas visuales extraestriadas (Di Russo et al., 2002), y se ve afectada por la atención, como se refleja en su mayor amplitud cuando los estímulos se presentan en una localización atendida (Di Russo et al., 2002; Doallo et al., 2004; Hillyard, Vogel y Luck, 1998; Mangun, Hopfinger, Kussmaul, Fletcher y Heinze, 1997; Martínez, Anllo-Vento, Sereno, Frank, Buxton et al., 1999). Atendiendo a su vinculación con procesos de atención visual, las investigaciones en las que se encontraron reducciones en la amplitud de esta onda asociadas a la señalización espacial, vincularon este efecto a la IOR, manteniendo que éste se asociaría con una inhibición del procesamiento visual en áreas extraestriadas de los estímulos señalizados espacialmente, tanto en tareas de detección (Chica y Lupiáñez, 2009; McDonald et al., 1999; Tian et al., 2011a) como de discriminación (Chica y Lupiáñez, 2009; Prime y Ward, 2004; Prime y Jolicoeur, 2009b; Satel et al., 2013; Tian et al., 2011b; ver Tabla 1). Sin embargo, los resultados de otros trabajos parecen desvincular de la IOR las modulaciones de la señalización espacial sobre esta onda (ver Tabla 1), bien porque esas modulaciones no coexistieron con efectos conductuales que indicasen la existencia de IOR (Eimer, 1994; Hopfinger y Mangun, 1998; Martín-Arévalo et al., 2014; Prime y Ward, 2006), bien por no encontrar modulaciones en P1 coherentes con el efecto conductual de la IOR (Hopfinger y Mangun, 2001; McDonald et al., 2009; Satel et al., 2012, 2014; Wascher y Tipper, 2004). En general, los estudios coinciden en que las modulaciones de la amplitud de P1 observadas en el contexto de la atención visuoespacial podrían estar relacionadas con los efectos de la señalización sobre el

procesamiento visual de los estímulos atendidos, si bien estos efectos serían independientes de la IOR (ver Eimer, 1994; Wascher y Tipper, 2004; McDonald et al., 2009). Así, la desvinculación de la reducción de amplitud de P1 de los efectos conductuales de la IOR podría deberse a que ésta se relacione más con la señalización periférica en sí que con la IOR, como se observa en estudios que analizaron los efectos de la señalización central y de la periférica sobre esta onda (Doallo et al., 2004, Satel et al., 2013, 2014). Así, Doallo et al. (2004) emplearon *cues* centrales (informativos) y *cues* periféricos (tanto informativos como no informativos) con CTOA de 100, 300, 500 y 700 ms. Con el CTOA de 100 ms se encontró un efecto de facilitación en los TR ante ensayos señalizados con *cues* periféricos no informativos, que se perdió con los CTOA más largos, en los que no hubo ningún efecto significativo (ausencia de IOR). Además, en este estudio la amplitud de P1 presentó reducciones de amplitud con la señalización periférica no informativa en los CTOA en los que no se observaron efectos conductuales indicativos de IOR (de 300 o más ms). En la investigación de Satel et al. (2014), donde también se empleó señalización central y periférica, sólo se encontró la reducción de P1 con esta última, a pesar de que los efectos conductuales de IOR se encontraron tanto con señalización periférica como con señalización central. Una interpretación alternativa, aunque relacionada, se encuentra en Martín-Arévalo et al. (2014), donde P1 se encontró reducida en todos los ensayos señalizados, independientemente de si el efecto conductual fue de facilitación o de IOR. En este trabajo se interpretó que P1 reflejaría el coste de detección de un estímulo, a la luz del modelo trifactorial de Lupiáñez (2010). Esta idea parte de la observación de las variaciones de P1 descritas en la literatura, en donde se ha encontrado que la señalización periférica produce un aumento de la amplitud de P1 con los CTOA cortos (por ejemplo, Hopfinger y Mangun, 2001), mientras que con los largos produce una reducción (por ejemplo, McDonald et al., 1999), lo que se ajusta al efecto del coste de detección, dentro del modelo trifactorial. Según este planteamiento, las variaciones en P1 reflejarían el coste de detección debido a la localización periférica, por el cual se reduciría la probabilidad del beneficio de la selección espacial sobre las localizaciones señalizadas. Por otra parte, el modelo explica que los efectos conductuales (facilitación o IOR) no se deben únicamente a este coste, sino también a los beneficios de orientación y selección espacial. Es debido a ello que en ocasiones P1 se ha encontrado reducida (reflejando el coste de detección) pero sin que conductualmente se registrase IOR (por ejemplo en Eimer, 1994; o en Doallo et al., 2004). Por su parte, el coste de detección podría afectar a otros componentes posteriores (posiblemente relacionados, según los autores, con el beneficio de selección espacial, reflejado en componentes como N2pc), y posiblemente guardando más coherencia con el propio efecto conductual. De todas formas, con la marcada variabilidad que existe en relación a los efectos de la señalización sobre P1, resulta arriesgado aceptar ninguna de las explicaciones existentes.

De los artículos que se recogen en la Tabla 1, tres de ellos (Hopfinger y Mangun, 2001; McDonald et al., 2009; y Satel et al., 2012) no encontraron efectos sobre P1, a pesar de encontrar efectos conductuales de la IOR, coincidiendo con nuestros resultados. En Hopfinger y Mangun (2001) se encontró un aumento de P1 en los ensayos con facilitación mientras que no hubo ninguna diferencia cuando se observó IOR conductualmente. En este caso se asoció el aumento de P1 con la facilitación de procesamiento, debida a la atención exógena sobre la localización señalizada (con los CTOA cortos). En McDonald et al. (2009) no se encontraron diferencias en la amplitud de P1 (ni de N1), por lo que los autores vincularon las variaciones descritas en otros trabajos con procesos sensoriales como la refractariedad, pero no con la IOR en sí. Por último, Satel et al. (2012) tampoco hallaron diferencias en esta onda, aunque encontraron un enlentecimiento significativo en los TR en la condición de señalización espacial. En su experimento se analizaron los efectos sobre la IOR de la manipulación de coordenadas espaciotópicas y retinotópicas mediante la inclusión de un

movimiento ocular entre la presentación del *cue* y la del *target*²⁰. Si bien la referencia espaciotópica generó una IOR más robusta, los efectos de la señalización en P1 no se encontraron con ninguna de las coordenadas, por lo que desvincularon de la IOR las modulaciones de esta onda observadas en estudios previos. Por otro lado, Satel et al. (2013) observaron una reducción de P1 coherente con el efecto de la IOR en los TR, únicamente cuando los participantes mantuvieron la fijación ocular en el centro de la pantalla, sin encontrar modulaciones de la onda en los ensayos en los que se requirió que hiciesen un movimiento ocular hacia la localización del *cue*. En este caso, siguiendo la distinción entre las formas perceptiva/atencional y motora de la IOR (Taylor y Klein, 2000)²¹, se relacionó la variación de P1 con la IOR perceptiva/atencional.

Pese a que en nuestras tareas se instruyó a los participantes a mantener la fijación ocular en el centro de la pantalla y se empleó siempre señalización periférica, no se encontraron efectos en la amplitud de P1. Este resultado no se ajusta con la sugerencia de que la actividad reflejada por P1 tenga que ver con mecanismos relacionados con la IOR perceptiva/atencional (Satel et al., 2013). Incluso, siguiendo la explicación alternativa dada por Martín-Arévalo et al. (2014), basada en el modelo de Lupiáñez (2010), resulta difícil la interpretación de nuestros resultados: por una parte, si se asume que P1 refleja el coste de detección, la ausencia de diferencias entre las condiciones de señalización podría implicar, bien que el diseño empleado en este caso no ha sido suficientemente sensible para recoger sus variaciones, bien que la IOR espacial pueda darse sin coste de detección (lo que estaría en contradicción con esta hipótesis); por otra parte, una interpretación más conservadora sería que los resultados negativos aquí expuestos indican que P1 no es un indicador fiable del coste de detección, sobre todo cuando se emplea una tarea de discriminación. Si bien no es posible inclinarse por ninguna de estas posibilidades con los datos obtenidos y el diseño empleado, no parece que esta propuesta sea capaz de aportar una interpretación satisfactoria para nuestros resultados.

Existe un parámetro en los diseños de las tareas de IOR que sí podría ayudar a interpretar los resultados aquí presentados. En los estudios en los que se ha analizado el curso temporal de los efectos de la señalización espacial sobre P1 se ha encontrado que éstos decaen con el aumento del CTOA (ver Doallo et al., 2004). En el contexto de la IOR, el CTOA de 2000 ms empleado en esta tesis es el más largo utilizado en este tipo de tareas para explorar los PE (ver Tabla 1). De hecho, otros experimentos anteriores que han empleado un CTOA relativamente largo tampoco han encontrado modulaciones en la amplitud de P1, como es el caso Satel et al. (2012) con 1500 ms, o el de McDonald et al. (2009) con 1000-1400 ms, lo que podría significar que el curso temporal de los efectos de la señalización espacial sobre esta onda es breve y por tanto se pierde con tiempos entre *cue* y *target* superiores a aproximadamente 1000 ms. En este sentido, recientemente Wascher, Schneider y Hoffman (2015) compararon los efectos de la señalización espacial sobre la amplitud de P1 empleando CTOA desde 80 hasta 1240 ms. La supresión de P1 en ensayos señalizados se asoció a la

²⁰ Las codificación espaciotópica se refiere al empleo de coordenadas del medio para definir la posición de un estímulo, mientras que las coordenadas retinotópicas se basan en la posición de un estímulo en la retina del observador. En las pruebas en las que se demanda fijación ocular se solapan ambos tipo de códigos, por lo que no permiten distinguir si las coordenadas de referencia son espaciotópicas, retinotópicas o ambas. Satel et al. (2012) parten de la hipótesis de que la IOR debería afectar al menos a las coordenadas espaciotópicas, debido a que el ser humano hace 2-3 sacadas por segundo si no se demanda fijación ocular y, por lo tanto, cambia la imagen que llega a la retina, lo cual afecta también a las coordenadas retinotópicas.

²¹ Taylor y Klein (2000) demostraron que la IOR puede afectar al procesamiento visual o al oculomotor en función de la respuesta requerida: cuando se realiza un movimiento sacádico a la localización atendida, la IOR tiene un componente oculomotor, mientras que cuando no se permiten los movimientos oculares la IOR tiene únicamente un componente perceptivo (ver también Hilchey et al. 2012).

superposición de una negatividad diferencial ipsilateral (Nd1-pi) en electrodos posteriores (PO7/PO8) con una latencia en torno a los 175 ms. Esta negatividad se observó con CTOA superiores a 80 ms, alcanzando su máximo en el CTOA de 130 ms y decayendo a partir de este valor, reduciéndose así las diferencias en la amplitud de P1 con el incremento del CTOA.

Por último, según la interpretación de los resultados que se recoge frecuentemente cuando no se encuentra una relación directa entre P1 y el efecto conductual de IOR espacial, las variaciones en la onda podrían estar más relacionadas con los efectos de la señalización en el procesamiento sensorial que con la IOR en sí (por ejemplo, Wascher y Tipper, 2004). En esta línea, siguiendo una interpretación similar a la de McDonald et al. (2009), la ausencia de efectos sobre P1 en todas las tareas de la presente investigación puede explicarse como un reflejo de la independencia entre el procesamiento que refleja esta onda y el efecto de la IOR espacial. Wascher et al. (2015) describieron cómo los efectos de la señalización en esta onda decaen con el aumento del CTOA, de forma independiente a la presencia de la IOR en los TR. Por tanto, estos resultados y los encontrados en nuestro laboratorio demuestran que es posible registrar conductualmente IOR espacial sin que se encuentre modulada la amplitud de P1, al menos cuando se demanda discriminación y se limitan los movimientos oculares mediante fijación central, lo que aporta nueva evidencia de que la actividad reflejada en P1 no guarda una relación directa con la IOR.

5.1.2.2 Efectos sobre N1

5.1.2.2.1 Efectos de la señalización de la localización

La amplitud de N1 mostró una reducción en las condiciones de señalización espacial (LOCN) en todas las tareas. Esta modulación acompañó al efecto conductual de la IOR, independientemente del criterio de discriminación (color o localización) y de la disposición de los estímulos (tanto en ambos hemisferios visuales en la configuración vertical como en las dos condiciones de compatibilidad E-R en la horizontal). Los datos provenientes de otras investigaciones no permiten establecer una relación inequívoca entre la amplitud de N1 y el aumento de los TR asociado a la IOR, si bien cierta concordancia en los resultados referidos, conductuales y electrofisiológicos, hacen que al menos se pueda considerar la discusión sobre su vinculación con la IOR espacial.

Se han encontrado modulaciones de la amplitud de N1 relacionadas con la atención y con la señalización espacial (Luck et al., 2000; Mangun y Hillyard, 1991; Vogel y Luck, 2000), y específicamente algunos estudios de señalización que emplearon tareas de discriminación (por ejemplo, Doallo, Lorenzo-Lopez, Vizoso, Holguín, Amenedo et al., 2005; Prime y Ward, 2004). Las fuentes anatómicas y la función atribuida a los componentes de N1 permiten acotar las hipótesis posibles sobre los procesos que se encuentran tras las variaciones de esta onda en esta clase estudios. De acuerdo con Hopf et al. (2002), la discriminación voluntaria de estímulos en el campo visual produce una mayor amplitud de la onda que la simple detección, encontrándose sus fuentes neurales en la corteza occipito-temporal inferior. Estas fuentes coinciden, aproximadamente, con el origen del componente N1b descrito en Di Russo et al. (2012), y relacionado con el área visual V4 y otras áreas próximas (vía ventral), relacionadas con el procesamiento del color, entre otras características no espaciales de los estímulos. Por otro lado, en el artículo de Di Russo et al. (2012), se describen otros dos componentes (N1a y N1c), relativos al procesamiento de la información espacial (vía dorsal), cuyos orígenes fueron localizados en la corteza parietal superior y el SIP, respectivamente. La periferia de V4 está conectada con áreas parietales, por lo que, en el contexto de N1, es importante resaltar su papel en el procesamiento de la información espacial, mientras que su

centro está ligado a funciones de reconocimiento de objetos, estableciendo conexiones con áreas temporales (Roe, Chelazzi, Connor, Conway, Fujita, et al., 2012). Por tanto, estos estudios parecen coincidir en que estas áreas (y la actividad que se asocia a N1) están implicadas anatómicamente y funcionalmente en el procesamiento visual en tareas de discriminación similares a las empleadas en esta investigación. No obstante, su relación con la IOR ha sido mucho más discutida.

Los trabajos previos con PE no siempre mostraron una vinculación de las variaciones de N1 con el efecto conductual de la IOR (Martín-Arévalo et al., 2014; McDonald et al., 2009; Tian et al., 2011b; Van der Lubbe et al., 2005; Wascher y Tipper, 2004). Por el contrario, otros resultados mostraron que es la señalización periférica de los estímulos (produzca o no IOR) lo que explica mejor las variaciones en esta onda. Dentro de estos últimos casos se incluyen aquellos resultados en los que la señalización espacial se acompañó de un aumento de amplitud de N1, tanto en presencia de IOR conductual (Tian y Yao, 2008; Satel et al., 2012) como en su ausencia (Eimer, 1994; McDonald et al., 1999). Por otra parte, se encuentran aquellos trabajos en los que el efecto conductual de la IOR se observó asociado a una reducción de amplitud de N1 (Prime y Ward, 2004, 2006; Prime y Jolicoeur, 2009a,b; Satel et al., 2014; Zhang et al., 2012; ver Tabla 1), entre los que también se encuadran los resultados de la presente tesis.

Incluso en estos últimos casos, los autores han tratado con mucha cautela la relación entre la IOR y la reducción de amplitud de N1. A este respecto, Prime y Ward (2004) fueron los primeros en plantear que la menor amplitud de N1 reflejaría la inhibición de procesos atencionales sobre los estímulos señalizados aunque, posteriormente, la divergencia de sus resultados con los de otras investigaciones les llevó a matizar el planteamiento. Sugirieron una serie de características de su diseño que podrían estar asociadas a la reducción de N1: el empleo de un CTOA relativamente largo (900-1200 ms), la disposición vertical de los estímulos y la presencia de un *cue-back* (Prime y Ward, 2006). Los resultados obtenidos en algunas de nuestras tareas concuerdan con la sugerencia de Prime y Ward (2006) sobre estos parámetros. Sin embargo, si se comparan las variables de diseño empleadas en experimentos previos con las del presente, no parece que estas características sean responsables de la reducción de N1.

En primer lugar, el hecho de que nuestros resultados hayan mostrado una reducción de N1 con la tarea con disposición horizontal de los estímulos (al igual que los de Satel et al., 2014; Zhang et al., 2012) permite poder descartar que la disposición vertical de los estímulos sea una condición para observar tal efecto asociado a la señalización espacial. En segundo lugar, la duración prolongada de los CTOA (superior a los 900 ms) no parece ser un factor decisivo para observar efectos de la IOR sobre la amplitud de esta onda, ya que se han observado efectos con CTOA inferiores (700 ms en Prime y Jolicoeur, 2009a). Para interpretar las variaciones de N1 se debe tener en cuenta que el CTOA afecta a ondas como N1 (Steiner, Barry y Gonsalvez, 2014), pero también se debe considerar que el curso temporal de la IOR requiere de mayores CTOA en las tareas de discriminación (Lupiáñez et al., 1997), como son los casos referidos por Prime y Ward (2006). En este sentido, se debe examinar cuidadosamente si N1 se comporta de forma diferente debido a los CTOA más largos, o si la reducción se debe al propio curso temporal de los efectos de la señalización o de algún otro efecto (posiblemente relacionado con la discriminación). En tercer y último lugar, el empleo del *cue-back* tampoco parece estar relacionado con la reducción de la onda de un modo exclusivo (ver Tabla 1). El empleo de este estímulo se ha asociado en algunos casos a la reducción de N1 (por ejemplo, Prime et al., 2006), mientras que en un caso (Satel et al., 2014) las reducciones de N1 se han encontrado sin que se emplease ningún *cue-back*.

Si bien las variaciones de N1 no se han vinculado en todas las ocasiones con la observación de la IOR en los TR, las modulaciones en esta onda se han visto en tareas de señalización en las que los participantes debían hacer una discriminación de alguna característica de los estímulos (Prime y Ward, 2004, 2006; Prime y Jolicoeur, 2009b; Satel et al., 2014; Zhang et al., 2012). Además de vincularse a tareas de discriminación, la reducción de amplitud de N1 está relacionada con el empleo de señalización periférica más que con la propia IOR, como demostraron Satel y colaboradores (2014). Sus resultados mostraron un efecto conductual de IOR espacial, tanto cuando la señalización fue periférica como cuando fue central, aunque el efecto en N1 únicamente se vinculó a la señalización periférica. Teniendo en cuenta que la reducción en la amplitud de N1, en el contexto de la IOR, se ha relacionado tanto con la demanda de una discriminación como con la señalización periférica, es necesario valorar la posibilidad de que la amplitud de N1 se vea afectada por la combinación de más de un factor. La revisión de los resultados de los trabajos en los que se observó una reducción de esta onda en ensayos señalizados (Prime y Ward, 2004, 2006; Prime y Jolicoeur, 2009b; Zhang et al., 2012; Satel et al., 2014) muestra que la amplitud de N1 se encontró reducida en los experimentos en los que coincidieron al menos tres características: fueron empleadas tareas en las que se exigió algún tipo de discriminación, se usó señalización periférica y los resultados mostraron un aumento en los TR en las condiciones con la localización señalizada (ver Tabla 1). En la presente tesis se observa que los resultados encajan en este patrón de características de la tarea. Atendiendo a los presentes resultados y a los de los estudios previos, se puede considerar la necesidad de que se requiera una tarea de discriminación y que la señalización sea periférica para observar una reducción sobre la amplitud de N1 asociada a un efecto conductual de IOR.

No obstante, este conjunto de características no sólo debe definir los casos en los que N1 se ha visto reducida, sino también discriminar otros experimentos con un diseño similar pero cuyos efectos en la amplitud de N1 sean divergentes. Para ello, consideraremos una serie de resultados que son susceptibles de suponer una excepción a esta observación. En primer lugar, en un estudio de Van der Lubbe et al. (2005) se empleó una tarea de discriminación de la identidad en la cual no se encontró ninguna variación en la amplitud de la onda, si bien tampoco se observó el efecto de la IOR sobre los TR. Más que tratarse de una excepción, confirmaría que en este tipo de tareas la reducción de amplitud de N1 ocurre en combinación con el efecto conductual asociado a la IOR. Por otra parte, en el trabajo de McDonald et al. (2009) se empleó una tarea de discriminación de la localización y señalización periférica, pero no se encontró ninguna diferencia en la amplitud de N1. Si bien en esta tarea se cumplen las características propuestas, incluyendo el efecto conductual de la IOR, su diseño (tarea *target-target* con *cue-back*) no posee las características de una tarea de señalización clásica²².

²² Se trata de una tarea *target-target* de discriminación de la localización, con un diseño particular. La parte común con las tareas estándar *target-target* es su forma de señalización espacial, en la cual la localización del *target* en el ensayo anterior se considera la localización señalizada en el ensayo presente. La parte distintiva en este estudio fue que la identidad del *target* en cada ensayo la marcaba el color del *cue-back* (en posición central). Además, los estímulos podían ser de tres colores y sólo se presentaban dos en cada ensayo, con lo que si el *cue-back* indicaba un color que no poseía ninguno de los *targets* presentados en ese ensayo, se obtendría una condición neutral, similar a los *catch trials*. Desde el paradigma de las tareas de señalización, se puede interpretar que esta tarea demanda dos discriminaciones: una discriminación del color, que implica al *cue-back* (marca qué estímulo se debe considerar como *target*), y una discriminación de la localización, que es la característica relevante para la respuesta, señalizada por el *target* periférico previo. En este caso, color y localización son dimensiones significativas. Nótese, además, que si se acepta este comentario sobre el diseño de McDonald et al. (2009), el CTOA de la señalización espacial varía entre 1000-1400 ms, mientras que el de la señalización del color tendría unos valores de 500-700 ms.

Es por ello que cabría considerar si en este caso la ausencia de modulaciones en N1 se debe al diseño de la tarea, quizá relacionado con el tipo de señalización o con la forma de discriminación que se requiere. Un tercer caso excepcional se encuentra en Tian y Yao (2008), que obtuvieron un efecto de IOR conductual significativo empleando señalización periférica en el UVF, pero un aumento de amplitud de la onda N1. Los autores emplearon una tarea *go/nogo* (en la que sólo se analizaron los ensayos *go*), lo que lo aleja del patrón de tareas con las que se ha observado disminución de N1 asociada a la IOR. Este tipo de tarea (*go/nogo*) fue empleado también por parte de Prime y Jolicoeur (2009a) con un resultado opuesto en N1 (i.e. una reducción de su amplitud). Sin embargo, existen ciertas diferencias entre ambas tareas que podrían estar detrás de esta discrepancia en los resultados, como el empleo del *cue-back* en la tarea de Prime y Jolicoeur (2009a), el porcentaje de ensayos *go*, siendo 50% en Tian y Yao (2008) y 75% (experimento 1) y 25% (experimento 2) en Prime y Jolicoeur, (2009a) (ver Tabla 1), o la presentación de los estímulos sobre el campo visual superior (Tian y Yao, 2008) frente a la presentación sobre el eje horizontal (Prime y Jolicoeur, 2009a). Empezando por ésta última, en ambos trabajos se empleó una disposición horizontal, si bien en el trabajo de Tian y Yao (2008) los estímulos se presentaron en el UVF. Sin embargo, resulta improbable que este aspecto haya influido en la diferencia de resultados ya que, como se ha visto, en la presente tesis se han observado reducciones de la amplitud de N1 asociadas a la IOR tanto en el UVF como en el LVF. Ambos estudios difieren, además, en la utilización de *cue-back*, presente en el estudio de Prime y Jolicoeur (2009a) y ausente en el de Tian y Yao (2008). Sin embargo, dado que el *cue-back* no parece estrictamente necesario para obtener una reducción de N1 (e IOR espacial) este aspecto no parece haber influido en el diferente patrón de resultados. Por último, ambos estudios emplearon un porcentaje diferente de ensayos *go* (75% y 25% en Prime y Jolicoeur, 2009a; 50% en Tian y Yao, 2008). Mientras que en Tian y Yao (2008) se encontró una mayor y más temprana N1 en los ensayos señalizados (ensayo *go* y *nogo*), en Prime y Jolicoeur (2009a), se encontró reducción de N1 en todos los ensayos señalizados (ensayos *go*²³), lo que hace posible que el porcentaje de tipos de ensayo pudiese haber influido en la diferencia de resultados en N1. Además, mientras que en Prime y Jolicoeur (2009a) los participantes respondieron presionando un botón (ensayos *go*), en el experimento de Tian y Yao (2008) la mano de respuesta se correspondió con la posición del *target*, es decir, se empleó la mano derecha para estímulos presentados en la localización derecha y la mano izquierda para estímulos en la localización izquierda. A este respecto, según Eimer, van Velzen, Gheri y Press (2006), las variaciones en la amplitud de N1 pueden ser sensibles a procesos de preparación de la respuesta durante la orientación espacial de la atención. En la investigación de Eimer et al. (2006) se empleó una tarea *go/nogo* con respuestas tanto sacádicas como manuales. La tarea consistió en la presentación de dos *cues* de diferente color sobre la cruz de fijación, indicando cada uno un hemisferio diferente de respuesta. Se pidió a los participantes que atendiesen únicamente al *cue* de un determinado color, de modo que respondiesen cuando posteriormente se presentase el estímulo *go*. La novedad de este experimento fue presentar además una señal visual irrelevante para la tarea en el lado izquierdo o derecho, 200 ms antes de la presentación del estímulo *go* o *nogo*. La amplitud de N1 ante esta señal visual, posterior a la preparación de la respuesta pero previa a su emisión, fue mayor cuando fue presentado en el mismo hemisferio donde se había preparado la respuesta, incluso cuando ésta no se llegase a emitir. Por tanto, la amplitud de N1 puede verse modulada por la información espacial que requiere

²³ En Prime y Jolicoeur (2009a) se analizaron también los ensayos *nogo*, en los que se observó una reducción de N1 ante señalizados únicamente en el experimento 2. El estímulo *nogo* empleado en este artículo fue menor en superficie y luminancia que el estímulo *go*, a lo que los autores atribuyeron el registro de una menor amplitud de N1. Recogiendo la sugerencia planteada en su artículo, esta característica junto con los diferentes porcentajes de cada tipo de ensayo podría estar detrás de los resultados sobre N1 ante *targets nogo*.

la preparación de una respuesta, lo que es posible que esté influyendo en los resultados de Tian y Yao (2008). El último caso susceptible de ser considerado una excepción aparece en Martín-Arévalo et al. (2014), donde se empleó una tarea de discriminación con disposición horizontal de los estímulos, presentados únicamente en el UVF, con la que se exploraron dos condiciones basadas en la presencia o ausencia del *cue-back*. Los autores encontraron un aumento de N1 que se acompañó de facilitación conductual cuando no se presentaba *cue-back*, mientras que no se observó ningún efecto de la señalización asociada a la IOR cuando se presentaba *cue-back*). El empleo de un CTOA breve (500-700 ms) pudo ser clave para encontrar este patrón en los resultados. Sin embargo, este estudio no permite aclarar la vinculación de las modulaciones de N1 con la IOR, ya que la facilitación conductual en la condición sin *cue-back* y el aumento de N1 podrían interpretarse de varias formas: en relación con la señalización en sí misma, como un correlato de un proceso discriminativo (ver, por ejemplo, Hopf et al., 2002), o incluso debida a los efectos facilitatorios/inhibitorios de tal señalización.

En resumen, las investigaciones previas que observaron una reducción de N1 acompañando a la IOR espacial emplearon, por norma general, tareas de discriminación con señalización periférica. Nuestros datos en esta condición coinciden con esta afirmación, aunque será necesaria más evidencia experimental para confirmar este patrón de resultados, a tenor de los efectos divergentes encontrados en otros estudios de señalización. Aunque la vinculación con la IOR espacial no es tan clara, las variaciones de la onda descritas en las tareas de discriminación (por ejemplo, Hopf et al., 2002) y los efectos de la atención observados sobre N1 (Luck et al., 2000; Mangun y Hillyard, 1991; Vogel y Luck, 2000), concuerdan con la afectación de procesos perceptivos/atencionales atribuidos a la señalización, puesto que implicarían áreas corticales relativas a la percepción visual y sobre las que se han observado modulaciones de actividad en relación con la atención (Di Russo et al., 2012; Roe et al., 2012). La relación con la vía dorsal de estas áreas permite asumir que los efectos de la repetición espacial de esta condición pueden ejercer un efecto sobre ellas. En relación a esto, encontraríamos que, si los efectos en N1 se vinculan con la señalización periférica pero no con la IOR en sí misma (Satel et al., 2014), las modulaciones de amplitud de la onda estarían relacionadas con la dimensión espacial de los datos, con lo que se interpretarían sus variaciones en términos de procesamiento o codificación de la localización de los estímulos (Eimer et al., 2006; Wascher, Hoffmann, Sängner y Grosjean, 2009). Esta interpretación, aunque se base en la dimensión espacial, no vincularía los cambios en la onda con la IOR en sí, lo que podría explicar tanto los presentes resultados como otros similares, y los que encuentran otros tipos de variación en la amplitud de N1.

Atendiendo a lo expuesto en los párrafos anteriores, y teniendo en cuenta los orígenes neurales descritos para N1 y su implicación en procesos de discriminación visual, y más concretamente visuoespacial, los resultados observados en la presente tesis y en estudios previos con resultados similares (la reducción de su amplitud junto con el enlentecimiento de los TR en las condiciones de señalización espacial) se interpretarían como la asociación de la señalización espacial con una reducción de la actividad en áreas visuales implicadas en la discriminación de estímulos relevantes que se presentan en una localización que ha sido señalizada. En la misma línea de otros trabajos con resultados semejantes al nuestro (por ejemplo en Prime y Ward, 2004 o Satel et al., 2014), esta propuesta supone una alternativa a la sugerida por los trabajos que desvinculan los efectos en N1 con la IOR espacial (por otra parte, muy recurrente en la literatura: ver McDonald et al., 2009, Martín-Arévalo, 2014; Satel et al., 2014). Desafortunadamente, la divergencia entre los distintos trabajos advierte que debe tomarse con cautela no sólo la posible causalidad de la actividad reflejada en N1 sobre

la IOR espacial, sino también la relación que guardan los efectos conductuales de la señalización y los efectos sobre la amplitud de esta onda.

5.1.2.2.2 Efectos de la señalización del color

En contraste con el efecto de la señalización espacial, la repetición del color no se acompañó en ningún caso de variaciones de amplitud en N1. La ausencia de tales efectos en esta condición (LNCO) pone de manifiesto que la señalización del color, además de no producir ningún efecto conductual (ni facilitador ni semejante a la IOR), tampoco produjo efectos sobre los procesos de discriminación visual reflejados en N1 (Vogel y Luck, 2000), ni siquiera cuando el color fue la característica relevante para la tarea. Este resultado muestra que la señalización espacial y la no espacial, aún cuando el resto de parámetros de las tareas se mantuvieron iguales, tuvieron efectos diferentes sobre este componente de los PE visuales. Los resultados en esta condición de señalización podrían estar indicando más específicamente que los cambios en N1 se vinculan a la señalización espacial, como se ha discutido en el apartado anterior (quedando más sujeta a discusión y futuros estudios su vinculación con la IOR), pero no a la señalización del color.

Desafortunadamente, no nos consta que exista, hasta la fecha, ningún trabajo en el que se hayan explorado las variaciones de los PE asociadas a la señalización no espacial. La carencia de otros resultados con los que poder comparar los presentes, impide profundizar en la discusión sobre los efectos de la repetición del color en N1, por lo que sería recomendable en un futuro la inclusión de registros electrofisiológicos cerebrales en tareas que manipulasen de forma sistemática diferentes tipos de señalización.

5.1.2.2.3. Efecto de la señalización de la localización y del color

Con la señalización conjunta de localización y color (LOCO) se encontró de nuevo una menor amplitud de N1, salvo en dos excepciones: la tarea de discriminación de la localización y la condición compatible E-R de la tarea horizontal de discriminación de color. Por tanto, se reprodujo parcialmente en esta condición la reducción en N1 encontrada en los ensayos con señalización de la localización. De nuevo, en todos los casos en los que se redujo la amplitud, se acompañó del efecto conductual de la IOR.

En la presente tesis se observó, por tanto, que siempre que hubo una reducción de N1 hubo IOR conductual, pero no siempre que se encontró IOR conductual se observaron variaciones en N1 (tarea de discriminación de la localización y la condición compatible E-R en la tarea horizontal de discriminación del color). De forma general, este resultado permite desvincular las modulaciones de N1 de los efectos de la repetición del color y de la IOR espacial. A esta misma conclusión se ha llegado desde otras aproximaciones que emplearon tareas en las que no era necesario un proceso de discriminación (i.e. tareas de detección). Los resultados sugieren que la actividad reflejada en N1 no tiene un papel causal en la IOR, ya que en estas tareas la presencia del efecto conductual no siempre provocó una modulación de la onda (McDonald et al, 2009; Satel et al., 2014; Wascher y Tipper, 2004).

Por tanto, en la tarea-base (vertical de discriminación del color) y en la condición de incompatibilidad espacial entre el *target* y la mano de respuesta de la tarea horizontal de discriminación del color (ver el apartado 5.3) la amplitud de N1 se vio reducida por la presentación del *target* en la misma localización que el *cue*, incluso cuando el color de *target* y *cue* coincidían. En contraste, en la tarea de discriminación de la localización, N1 sólo se vio afectada si se repetía la localización siempre y cuando el color fuese nuevo (es decir, sólo se

reducía N1 en LOCN, y no en LOCO). En este caso, la repetición de la localización modulaba N1 pero sólo en el caso de que el estímulo cambiase su identidad (color).

En resumen, la valoración conjunta de estos resultados indica que el efecto de la IOR sobre los TR y la modulación de amplitud en N1 parecen ser independientes, aunque su aparición coincida en muchas de las tareas de señalización espacial. Esto podría deberse a que en el sustrato neural de algunos subcomponentes de esta onda se incluyen áreas involucradas en el procesamiento del color y áreas encargadas del procesamiento de la información espacial (DiRusso et al, 2012; Roe et al., 2012). Los efectos observados en nuestros resultados y en las investigaciones previas, referidas más arriba, manifiestan que las modulaciones en su amplitud se vinculan más posiblemente con la señalización espacial en sí misma que con los efectos de la IOR registrados en los TR. Así, aunque se asuma que el efecto de la IOR conductual y las variaciones de N1 reflejen procesos o mecanismos diferentes, es posible encontrar ambos al mismo tiempo cuando se exige una respuesta basada en la discriminación de alguna característica no espacial de los estímulos, siempre que se presenten en una localización señalizada. Dentro de la diversidad de resultados sobre N1 en el estudio de la señalización espacial, el patrón de los diseños con los que se encuentra reducida esta onda parece ser constante. Aún así, este patrón parece tener sólo una importancia parcial para la explicación de la IOR, puesto que se requiere de la manipulación de otras variables. En tareas como las empleadas en esta tesis, las variaciones en la amplitud de N1 ante *targets* en localizaciones señalizadas parecen estar en relación con procesos de discriminación de estímulos en áreas visuales, que se ven dificultados o inhibidos si ocurren sobre una localización que ha sido previamente señalizada, provocando IOR conductual.

5.1.2.3 Efectos sobre P3

5.1.2.3.1 Efectos de la señalización de la localización

La señalización espacial no tuvo efectos significativos sobre la amplitud de P3 en ninguna de las tareas en las que se pedía discriminar el color del *target*. De hecho, sólo se observaron efectos de este tipo de señalización en el UVF de la tarea vertical de discriminación de la localización, encontrándose un aumento de amplitud cuando la localización había sido señalizada (i.e. en la condición LOCN). La ausencia de efectos conductuales en esta condición parece indicar que este incremento de amplitud no se relaciona con la IOR si no con procesos post-perceptivos de evaluación de la dimensión relevante para la tarea, como se discutirá más adelante.

Dentro del paradigma de señalización espacial, las investigaciones en las que se observaron modulaciones de la amplitud de P3 tampoco las relacionaron con el efecto de la IOR. Así, en el estudio de Chica y Lupiáñez (2009), donde se observó una reducción de P3 en ensayos señalizados espacialmente, se empleó una tarea de detección y otra de discriminación de la identidad. En ellas se hizo variar la validez del *cue*, dividiendo cada tarea en dos bloques de forma que en uno, la presentación del *cue* predijo el 75% de las veces que el *target* aparecería en su misma localización, mientras que en el otro bloque el *cue* predecía la aparición del *target* sobre la localización opuesta. Mediante la manipulación de esta variable demostraron que la reducción de P3 se relacionó con la expectativa de los participantes sobre la aparición del *target*, más que con el efecto de la IOR. En otros estudios, en general, cuando no se emplearon *cues* predictivos, las tareas de discriminación de la identidad no mostraron efectos de señalización espacial sobre P3, aún cuando en los resultados conductuales se encontró IOR (Prime y Jolicoeur, 2009b; Zhang et al., 2012). De hecho, en los estudios que emplearon tareas de discriminación de la identidad y que observaron efectos de la

señalización espacial sobre P3 encontraron que la señalización afectó a la amplitud de P3 solamente cuando ésta produjo facilitación, pero no cuando produjo IOR (Eimer, 1994; Hopfinger y Mangun, 1998; Martín-Arévalo et al., 2014). Por tanto, se puede considerar que en este tipo de tareas las variaciones de esta onda asociadas a la señalización espacial no están relacionadas con la IOR, incluyendo los resultados presentes, sino posiblemente por con otros procesos que probablemente se relacionen o bien con el empleo de más recursos de atención para evaluar un *target* que se presenta en una localización señalizada y/o con la reducción/inhibición de procesos motores ante ese tipo de estimulación.

Los resultados con otros tipos de tareas de señalización también apuntan en esta misma dirección. Por un lado las tareas *go/nogo* han encontrado efectos debidos a la señalización en la condición *nogo*, aunque tampoco existe un consenso en el signo de esta diferencia (Prime y Jolicoeur, 2009a; Tian y Yao, 2008). En concreto, Tian y Yao (2008) encontraron una mayor latencia y amplitud del pico de P3 en los ensayos señalizados *nogo*, por lo que se sugirió que la señalización afectaría a la actividad en campos oculares frontales (FEF), relativa a procesos de inhibición de la repuesta oculomotora ante los *targets* señalizados. En contraste, Prime y Jolicoeur (2009a) observaron una reducción de P3 en ensayos *nogo* señalizados, de la cual no ofrecieron una interpretación funcional. Por otro lado, en las tareas que requieren una respuesta de detección también se ha encontrado que las modulaciones en P3 son independientes de la IOR (Hopfinger y Mangun, 2001; McDonald et al., 1999).

Eimer (1994) ofrece una explicación interesante sobre los efectos de la señalización espacial en P3, a pesar de que no encontró IOR en sus resultados conductuales. En este trabajo investigó los efectos de la repetición espacial con dos tareas de discriminación (espacial y no espacial), manipulando la validez del *cue* (en un experimento el *cue* predijo la localización del *target* con una validez del 73.3%, mientras que en otro experimento el *cue* no fue predictivo). El único efecto conductual que encontró fue la facilitación ante *targets* señalizados cuando el *cue* fue predictivo. Los efectos de la señalización espacial sobre P3 se encontraron exclusivamente en la tarea de discriminación de la localización, y consistieron en una reducción de su amplitud. Además, estas variaciones no guardaron relación con los resultados conductuales ni con la validez del *cue*. A la vista de estos resultados, se sugirió que estas variaciones podrían deberse a una negatividad que, teniendo lugar al mismo tiempo que P3, estaría relacionada con un mayor procesamiento de estos estímulos. Esta interpretación es coherente con la investigación previa sobre P3, onda relacionada con procesos neurocognitivos requeridos en la realización de nuestras tareas, como son la evaluación de los estímulos relevantes (Polich, 2007) o los procesos en los que se vincula la atención a estos estímulos con la selección de la respuesta asociada a ellos (Verleger et al., 2005).

Sin embargo, en la presente tesis se encontró un aumento de la amplitud de la onda ante señalización espacial sólo cuando la localización era la característica a discriminar y sólo cuando esa localización era señalizada en el hemisferio visual superior. Por tanto, la posible explicación de nuestros resultados no podría realizarse siguiendo la propuesta de Eimer (1994). Estudios sobre las asimetrías visuales han propuesto que cuando se presentan estímulos en el hemisferio visual superior, su procesamiento se ve dificultado con respecto a cuando éstos se presentan en el hemisferio inferior (ver Karim y Kojima, 2010). Si bien no conocemos estudios previos que hayan analizado el posible efecto de las asimetrías verticales sobre P3 empleando tareas en las que se manipule la discriminación espacial y no espacial del *target*, podríamos aventurar que este resultado podría relacionarse con una facilitación de la evaluación y decisión sobre cuál era la localización del *target* cuando además ésta era la misma que la del *cue*. Teniendo en cuenta la distribución pericraneal del efecto observado (en electrodos parietales, parietooccipitales y occipitales del hemisferio

derecho), el efecto sobre P3 podría relacionarse con una facilitación de la evaluación visuoespacial.

5.1.2.3.2 Efectos de la señalización del color

En las tareas de discriminación del color se encontró una reducción de la onda P3 en electrodos parietooccipitales de línea media en la condición en la que se repetía la característica no espacial (LNCO). Esta reducción se observó en el UVF en la tarea-base y en la condición de incompatibilidad espacial E-R en la tarea horizontal y, como se ha visto, en ausencia de efectos conductuales que pudiesen indicar existencia de IOR asociada a la señalización del color.

Los resultados de esta condición tienen en común con los de la señalización espacial discutidos en el apartado anterior que los efectos sobre la amplitud de P3 ocurrieron siempre que fue señalizada la característica relevante para la respuesta, si bien en el caso de la localización el efecto se tradujo en un incremento, y no una reducción, de la amplitud de la onda. Si se obvia la dirección del efecto, se puede afirmar que existe concordancia en que los efectos de la señalización que se han observado sobre la amplitud de P3 no tienen relación alguna con la IOR observada en los resultados conductuales (Hopfinger y Mangun, 1998; Martín-Arévalo et al., 2014; Prime y Jolicoeur, 2009b; Zhang et al., 2012). En este sentido, este resultado apoyaría la interpretación que señala la causa de estos efectos en las fases post-perceptivas del procesamiento de la característica que define a los estímulos *target* (Donchin, 1981; Polich, 2007). De hecho, como se ha visto, la señalización del color se acompañó de una reducción de P3 en electrodos parietooccipitales de línea media cuando el color fue relevante para la tarea, mientras que se observó un aumento de su amplitud en localizaciones parietooccipitales del hemisferio derecho ante señalización espacial cuando la localización era la característica relevante para la tarea. Debido a que en ambas condiciones parece que lo que se asoció con las modulaciones en la amplitud de la onda fue la característica relevante, éstas podrían asociarse con efectos de la señalización tanto espacial como no espacial dependientes de procesos evaluativos no relacionados con la IOR.

En el caso de la señalización no espacial, si bien no existen estudios previos con los que comparar el presente resultado, la reducción de P3 asociada a la repetición del color podría relacionarse con el efecto encontrado por Eimer (1994) ante señalización espacial, quien sugirió que estaría reflejando un procesamiento más profundo del estímulo señalizado. En ambos estudios, los efectos en P3 asociados a la señalización ocurrieron con la repetición de la característica en la que se basaba la discriminación del *target*, pero no con el efecto conductual propio de la IOR. Por otra parte, en la tarea-base (vertical) la reducción de P3 se dio de nuevo en el UVF, mientras que en la tarea horizontal se dio en la condición de incompatibilidad E-R. Aunque se discutirá con mayor detenimiento en los apartados 5.2 y 5.3, es posible que estos resultados estén reflejando procesos de fases posteriores del procesamiento de la información que se vean afectadas bien por las asimetrías existentes entre hemicampos visuales (Karim y Kojima, 2010), bien por el procesamiento necesario cuando la localización de un estímulo es incongruente con la respuesta que tiene asociada (Verleger et al., 2005).

5.1.2.3.3 Efectos de la señalización de la localización y del color

En los ensayos en los que el *target* se presentó en la localización señalizada y con el mismo color que el *cue* no se observaron efectos sobre la amplitud en el rango de P3. Los resultados en las otras condiciones de señalización discutidos en los apartados anteriores, así como los datos de las investigaciones previas, indicaron que las diferencias en la amplitud de

P3 no estuvieron relacionadas con la presencia de la IOR, lo que se confirma también en esta condición. Por otra parte, los casos en los que P3 presentó diferencias de amplitud coincidieron con la señalización de la característica relevante para la tarea (ver también, Eimer, 1994). Teniendo en cuenta las variaciones de P3 discutidas hasta ahora, sería esperable observar algún efecto de la señalización conjunta (LOCO), ya que en estos ensayos se estaría produciendo siempre la señalización de la característica en la que se basa la discriminación (la localización en discriminación espacial y el color en discriminación no espacial). Sin embargo, los resultados no mostraron ningún efecto significativo en esta condición.

No existe ningún trabajo previo que describa los cambios sobre PE asociados a la señalización conjunta espacial y no espacial, lo que hace difícil interpretar los presentes resultados. Dentro de las posibilidades que desde nuestra aproximación podemos barajar, esto podría reflejar que los cambios que se producen en este estadio de procesamiento de la información o bien no son debidos ni a la IOR ni a la propia señalización, o que la señalización conjunta produce algún efecto diferente al encontrado cuando se señalizan las características espaciales y no espaciales por separado. Más allá de la desvinculación de la IOR, las modulaciones de esta onda no siempre fueron consistentes con las manipulaciones de la señalización, por lo que resulta difícil la interpretación de los resultados en función de esta variable, tal y como se ha constatado en otros casos (ver, por ejemplo, Prime y Jolicoeur, 2009a). Teniendo en cuenta el conjunto de resultados, no es posible esclarecer todavía de qué modo la repetición de características afecta a esta onda y qué otras variables pueden estar influyendo.

En general, puede concluirse que existen variables de la tarea que son susceptibles de afectar a esta onda, como la relevancia del estímulo para la tarea y/o la vinculación de ese estímulo con los procesos de respuesta, si bien no es posible ofrecer una explicación definitiva con los resultados disponibles. No obstante, a la luz de los resultados de las investigaciones previas, y de los obtenidos en esta tesis, se puede concluir que, en general, los cambios en P3 observados en tareas de señalización no parecen guardar relación causal con la IOR (Hopfinger y Mangun, 1998; Martín-Arévalo et al., 2014; Prime y Jolicoeur, 2009b; Zhang et al., 2012).

5.1.2.4 Efectos sobre las ondas diferenciales (Nd/Pd)

En el presente trabajo la señalización espacial produjo cambios de polaridad en los trazados de PE obtenidos en todas las tareas con disposición vertical de los estímulos, en el rango de latencia que se corresponde con la fase de ascenso al pico de P3, comprendido entre los 260 y los 380 ms desde la presentación del *target*. Estos cambios de polaridad se tradujeron en dos tipos de ondas diferenciales, una negatividad o una positividad (denominadas en este contexto Nd y Pd respectivamente, tal y como se describe en mayor detalle en los siguientes párrafos), resultantes de sustraer el trazado de los ensayos sin señalización al trazado obtenido con señalización espacial. Estas ondas diferenciales se observaron en todos los casos bajo señalización espacial, nunca en condiciones en las que únicamente se señaló el color, y su presencia en los trazados de PE se acompañó en todos los casos de un enlentecimiento significativo en los TR asociado a la señalización espacial (IOR).

Los presentes resultados concuerdan, en general, con los de los estudios que han explorado los PE asociados a IOR espacial. En estos estudios, la obtención de los trazados de diferencia entre condiciones con y sin señalización espacial han permitido obtener, y estudiar,

dos deflexiones de diferente polaridad. Una con polaridad negativa denominada negatividad diferencial (Nd), que se ha observado cuando el efecto consistió en una mayor negatividad asociada a la señalización espacial, y otra con polaridad positiva denominada positividad diferencial (Pd), y observada cuando la señalización produjo mayores positivities en el trazado de PE. No obstante, las ondas diferenciales observadas en estudios previos y así denominadas por los respectivos autores, no siempre han compartido las características de las ondas observadas en la presente tesis. Teniendo esto en cuenta, la discusión de nuestros resultados se centrará en aquellos estudios cuyos efectos hayan sido semejantes, prestando atención principalmente a la latencia en la que se han observado las ondas. Por tanto, se tratará en este apartado la literatura sobre las ondas diferenciales observadas entre las ondas N1 y P3 (Eimer, 1994; Martín-Arévalo et al., 2014; McDonald et al., 2009; Prime y Jolicoeur, 2009a, b; Prime y Ward, 2004, 2006; Satel et al., 2012, 2014; Tian y Yao, 2008; Tian et al., 2011a; Wascher y Tipper, 2004; Wascher et al., 2015), excluyendo todas aquellas ondas de sustracción que pudiesen estar afectando a otros rangos más tempranos o más tardíos del trazado de PE.

La evidencia experimental de otros trabajos indica que estas ondas son complejas, lo que se refleja en la aparición de varias ondas diferenciales en este rango de latencia (por ejemplo, la Nd250 y la Nd310 observadas por Wascher y Tipper, 2004) o en la diferente polaridad de algunos de los componentes analizados (por ejemplo, Pd200 frente a Nd240 y Nd280 observadas por parte de Tian et al., 2011a). El único análisis de las fuentes neurales de esta clase de ondas diferenciales fue el realizado por Tian et al. (2011a) en tareas de búsqueda visual, no habiendo estudios que hayan llevado a cabo tales análisis en tareas de señalización similares a la de Posner (1980). Los resultados de Tian et al. (2011a) indicaron que cada una de las ondas diferenciales observadas por ellos se vinculaba a estructuras cerebrales diferentes, específicamente al SLP y giro poscentral derecho (Pd200), al giro frontal medial bilateral y CCA (Nd240) y a los giros temporal superior, supramarginal y parietal inferior (Nd280). Funcionalmente cada una se ha relacionado con un papel diferente en el procesamiento de la información visual, de acuerdo con las demandas de las tareas con las que se observaron (búsqueda visual): Pd200 se ha vinculado con el cambio en la localización de la atención; Nd240 con la detección de una orientación incorrecta (basándose en la función del CCA en la detección del conflicto); y Nd280 con la reorientación de la atención sobre la localización del *target*, dado que las áreas donde se localizaron sus fuentes pertenecen a la red ventral frontoparietal.

En la presente tesis, se encontraron ambos tipos de onda diferencial, distintos entre sí en polaridad (Pd y Nd), latencia (Pd ligeramente más tardía que Nd) y distribución pericraneal. Concretamente, la Nd se observó con máximos de amplitud en electrodos parietales y occipitales, mientras que Pd presentó máximos con una distribución en electrodos centrales y frontales. En las tareas verticales tanto la Pd como la Nd estuvieron vinculadas a la IOR, aunque la aparición de una u otra guardó relación con el hemisferio visual donde se presentaron los estímulos y, posiblemente, con las demandas de la tarea. A continuación se discutirá cada una de ellas en cada condición de señalización por separado.

5.1.2.4.1 Efectos de la señalización de la localización

En la tarea-base se observaron ondas diferenciales asociadas a la señalización espacial con diferente polaridad en función del hemisferio visual, encontrándose una Nd cuando se presentó el *target* en el LVF y una Pd cuando éste se presentó en el UVF. La Nd encontrada en el LVF es similar a las negatividades observadas en otras investigaciones previas, como es el caso de las Nd en los estudios de Prime y Ward (2004), de Satel et al. (2012, 2014), de la

Nd310 de Wascher y Tipper (2004), de la Nd280 de Tian et al (2011a) y de la Nd2 de Wascher et al. (2015). Además de su relación con los efectos conductuales de la señalización espacial, estas ondas comparten su distribución pericraneal posterior, concretamente en electrodos parietales y parieto-occipitales, y una latencia en torno a los 280-300 ms (en la tarea-base las diferencias se encontraron a partir de los 288 ms).

Entre los picos de N1 y P3 se han descrito diferentes negatividades con diferente distribución sobre el pericráneo, cuyos componentes y fuentes neurales parecen ser también distintos. Dentro de estas negatividades, generalmente de la familia de N2, aquellas con una distribución posterior se han vinculado con la atención visual, y sobre todo con procesos de atención visuoespacial (para una revisión, ver Folstein y Van Petten, 2008).

Las N2 posteriores se han vinculado, en general, con procesos relativos a la detección, y selección como tal, del target, como es el caso de la N2b de Potts y Tucker (2001). En este estudio, la N2 estuvo presente tanto con una tarea de detección simple (en la que se responde a la aparición de cualquier estímulo en una localización, independientemente de su identidad) como con una tarea de detección en la que se debía responder ante la presencia de un *target* definido por una característica específica (independientemente de dónde se presentase). La presencia de N2 en ambas tareas llevó a sugerir a los autores que la onda está relacionada con el procesamiento de los estímulos (procesamiento *bottom-up*) en los que intervienen procesos de selección de sus características, es decir, procesos atencionales en los que se basa la selección de un determinado estímulo. Esta función ya se ha señalado en otros estudios, en los cuales se propuso que esta onda es un reflejo del despliegue de la atención y del control sobre su focalización (Hopf, Luck, Girelli, Hagner, Mangun, et al., 2000; Hopf, Boelmans, Schoenfeld, Luck y Heinze, 2004; para una aproximación desde los estudios de señalización, ver McDonald et al., 2009).

Si bien se discutirá en mayor detalle en el apartado 5.2., cuando se presentan los estímulos en el eje vertical del campo visual se dan asimetrías que favorecen en general al LVF. En este sentido, aunque la resolución espacial normalmente está limitada desde factores ópticos a filtros neuronales en la corteza visual, incluso en tareas muy simples (i.e., detección de líneas con orientaciones específicas), se ha observado de forma repetida que la ejecución mejora cuando se dirige el foco de atención hacia los estímulos. Este efecto se ha denominado resolución atencional y se ha observado que es de mayor magnitud en el LVF (Cavanagh, He, e Intriligator, 1999). Se ha sugerido que esta ventaja del LVF en la resolución atencional puede deberse en parte al hecho de que este campo visual está esencialmente representado en las áreas superiores de la corteza visual, que es adyacente a, y tiene proyecciones más densas con regiones parieto-occipitales relacionadas con el control espacial de la atención (Gazzaniga y Ladavas, 1987; Maunsell y Newsome, 1987; Posner, Walker, Friedrich y Rafal, 1987). Más aún, estudios en el ámbito de la atención visuoespacial han encontrado que la señalización periférica aumenta el contraste aparente de los estímulos (Carrasco, Ling, y Read, 2004; Fuller, Rodríguez, y Carrasco, 2008), y que este efecto es mayor en el LVF (Fuller et al., 2008).

Teniendo en cuenta lo anterior, la Nd observada aquí en el LVF se puede interpretar como un efecto ‘tipo-N2’ que reflejaría una relocalización del foco de atención espacial hacia *targets* que, aunque aparecen en el campo visual con mayor resolución atencional, lo hacen en una localización en la que los procesos de discriminación de su característica relevante (color en este caso) se han visto previamente reducidos/inhibidos, tal y como refleja la reducción de la amplitud de N1 en áreas parieto-occipitales en esta misma condición y hemisferio.

Satel et al. (2014) propusieron recientemente que la Nd posterior estaría reflejando la actividad sobre la que descansa el efecto de la IOR. Esta afirmación se basa en su observación de la coincidencia de la Nd con la demora de las respuestas en los ensayos señalizados, en contraposición a la variación del resto de ondas del trazado, menos consistente en relación con el efecto conductual de la IOR, y posiblemente más sensibles a otras variables del diseño, como ya se ha discutido en apartados previos de la presente tesis. Sin embargo, Prime y Ward (2006) y Prime y Jolicoeur (2009b) encontraron una relación inversa de la Nd con la IOR, es decir, una reducción de su amplitud asociada al aumento de los TR. En ambos trabajos, la Nd se vinculó con la Nd250 descrita por Wascher y Tipper (2004), quienes la interpretaron como el reflejo de un proceso excitatorio que estaría compensando el efecto inhibitorio de la IOR sobre el procesamiento del *target* señalizado. Tanto en los trabajos del grupo de Prime como en el de Wascher y Tipper (2004), la latencia de la onda fue ligeramente inferior a la encontrada en nuestro caso (no superando los 280 ms), lo que los diferencia de otros componentes diferenciales cuya relación con la IOR ha sido descrita (Nd310 en Wascher y Tipper, 2004, y Nd280 en Tian et al, 2011a). La distribución de estas ondas en electrodos parietales y próximos a línea media (Pz en Prime y Ward, 2006; en POz en Prime y Jolicoeur, 2009b, y desde electrodos frontales a parietales en Ward y Tipper, 2004), se aproxima a la distribución de la Nd observada aquí, con la salvedad de que esta onda fue, en el presente trabajo, ligeramente más posterior y afectó a electrodos parieto-occipitales más lateralizados. En el caso de Prime y Ward (2006) y de Prime y Jolicoeur (2009b) la onda se analizó en Pz y POz respectivamente, seleccionando estos electrodos *a priori*, en función de investigaciones previas. A diferencia de estos estudios, en nuestra investigación, la selección de electrodos y rangos temporales en los que se observaron diferencias significativas entre las condiciones de señalización se realizó *a posteriori*, a partir de análisis de permutaciones ejecutados sobre los 60 electrodos empleados en los registros y a lo largo de todo el trazado de PE (ver apartado 3.4.2), lo que permitió una selección "ciega" de electrodos y rangos temporales con efectos significativos de la señalización. Teniendo esto en cuenta, y a pesar de que en todos los casos se trate de electrodos posteriores, el hecho de que Prime y Ward (2006) y Prime y Jolicoeur (2009b) hayan encontrado diferencias en electrodos de línea media podría estar indicando que se trata de componentes diferentes a la Nd de nuestras tareas, más lateralizada (como también han sugerido Wascher y Tipper, 2004 en relación con la diferenciación entre la Nd250 y la Nd310). Además, los rangos de latencia de las ondas observadas por Prime y Ward (2006) y por Prime y Jolicoeur (2009b) son más tempranos que los de la observada por Satel et al. (2012, 2014), por Wascher y Tipper (2004), o en los experimentos incluidos en esta tesis, lo que dificulta la consideración de estas ondas como el mismo componente.

Como se ha señalado más arriba, las Nd encontradas por Satel et al. (2012, 2014) han sido propuestas como el correlato electrofisiológico de la IOR, debido a su correlación con el efecto conductual de la misma. En Satel et al. (2012), partiendo de la distinción entre las coordenadas espaciotópicas y retinotópicas de la IOR (señalización periférica), se observó una Nd contralateral al *target* (PO7/PO8) cuando las coordenadas de referencia fueron espaciotópicas. En un estudio posterior (Satel et al., 2014) encontraron además que el efecto contralateral de las Nd se observó cuando el *target* se presentaba en una localización periférica, mientras que las Nd ante *targets* en posiciones centrales fueron tanto ipsilaterales como contralaterales. El efecto contralateral observado por estos autores, más prominente en ensayos lateralizados, podría indicar que esta negatividad diferencial tiene relación con N2pc, un componente negativo y lateralizado que se ha asociado de forma fiable con el desplazamiento del foco de atención hacia estímulos relevantes en el campo visual (sobre todo en contextos de búsqueda visual). La N2pc ha sido investigada por otros grupos en relación con la IOR (Martín-Arévalo et al., 2014; McDonald et al., 2009), que coincidieron

en la observación de una reducción de su amplitud en las condiciones de señalización²⁴. McDonald et al. (2009) señalaron que la reducción de amplitud de la N2pc observada en las localizaciones señalizadas fue indicativa de una menor probabilidad de que estas localizaciones fueran seleccionadas por el foco de atención, interpretación que también se recoge en Martín-Arévalo et al. (2014). Sin embargo, estos componentes se observaron en latencias más tempranas que la Nd del presente trabajo o de otros previos (Satel et al., 2012, 2014), y con amplitud reducida ante la señalización, como se ha comentado. En comparación, las Nd encontradas en nuestro caso y en el de Satel et al. (2012, 2014) reflejan un trazado más negativo ante la señalización espacial. Esto lleva a considerar que, sobre todo cuando la estimulación se presenta lateralizada, se pueden observar efectos de la señalización espacial sobre el componente N2pc que se traducen en un decremento de su amplitud. Sin embargo, la Nd se puede considerar como un componente diferente que parece asociarse de forma más exclusiva con la IOR espacial, ya que aparece acompañado de los efectos conductuales indicativos de IOR ante señalización espacial (incremento significativo de los TR), atendiendo a las características diferenciales de la Nd observada en esta tesis y en otros estudios citados en los párrafos anteriores, que refleja un incremento de la negatividad en rangos de latencia semejantes a los de la familia de las ondas N2, y que no necesariamente presenta una distribución contralateral ante disposiciones horizontales de la estimulación.

Por tanto, como se ha recogido hasta aquí, se puede considerar que las negatividades posteriores en este rango de latencia están relacionadas con la IOR en el contexto de la señalización espacial (Satel et al., 2012, 2014; Wascher y Tipper, 2004; Tian et al., 2011a; ver Tabla 1), y se pueden asociar a la generación de procesos de reorientación del foco de atención sobre los estímulos presentados en localizaciones previamente señalizadas. En nuestro caso, hemos encontrado que es en el LVF donde estas diferencias alcanzan significación estadística, posiblemente debido a que en este hemisferio, como se ha visto y se discutirá en mayor detalle, los procesos de atención visuoespacial se ven favorecidos (He et al., 1996).

La señalización espacial de los *targets* presentados en el UVF en la tarea-base (vertical de discriminación del color) produjo una diferencia de amplitud LOCN-LNCN de signo opuesto a la encontrada en el LVF, que se tradujo en una positividad diferencial (Pd). Además de la inversión de polaridad, también se observaron diferencias en latencia y distribución pericraneal, específicamente una aparición más tardía (320-380 ms) y una distribución anterior (desde electrodos frontales a centrales). Estas características podrían indicar que esta onda guarda alguna relación con ondas de la familia de la P2, deflexiones positivas con una distribución anterior, que se han propuesto como un correlato de funciones ejecutivas (Luck y Hillyard, 1994; Potts, 2004; Potts y Tucker, 2001). Según estas propuestas sobre su significado funcional, estas ondas reflejarían estadios del procesamiento visual en los que la información perceptiva se vincula con las demandas de la tarea, especialmente en la detección y evaluación de las características del *target* que son relevantes para la emisión de la respuesta que demanda la tarea. Se han interpretado en el mismo sentido los resultados con tareas *go/nogo* (Gajewski, Stoerig y Falkenstein, 2008; Gajewski y Falkenstein, 2013), en las que se ha encontrado correlacionada la amplitud de P2 y N2, interpretándose en conjunto como el mecanismo de evaluación de los estímulos y la selección de la respuesta. La distribución pericraneal de P2 y el modelado de fuentes sugieren que sus orígenes neurales se encuentran en áreas orbitofrontales, lo que resulta congruente con las funciones ejecutivas de evaluación de la relevancia de los estímulos (Potts, 2004).

²⁴ En Martín-Arévalo et al. (2014) se analizó también una Nd entre 220 y 280 ms, sin diferencias significativas en relación con la IOR. Es destacable que en este caso los electrodos analizados fueron anteriores y sobre línea media (Fz y Cz).

Los estudios que han analizado la latencia de P2 han encontrado una correlación con el TR, al contrario de lo observado con N2 (Potts y Tucker, 2001). Además, estos autores encontraron que N2 y P2 eran prácticamente simultáneas cuando la tarea demandaba una detección de estímulos, mientras que si se trataba de una tarea de discriminación (con TR medios más prolongados) la P2 aparecía ligeramente demorada con respecto a N2. A pesar de que las variaciones en la latencia podrían sugerir que el comando motor guarda relación con esta onda, Potts (2004) descarta esta opción, basándose en el hecho de que P2 fue observada incluso con tareas en las que se demandó una respuesta encubierta (por ejemplo, contar en silencio). Del mismo modo, Potts (2004) también rechaza que la onda sea un índice de los cambios en la orientación de la atención, puesto que se ha registrado una P2 de características similares, tanto ante *targets* presentados sobre la marca de fijación ocular como periféricos. Por el contrario, existe un mayor acuerdo en considerar esta onda como un correlato de la evaluación de los estímulos visuales (Gajewski et al., 2008; Potts, 2004). Siguiendo esta propuesta, la observación de una Pd en el UVF indicaría un mayor procesamiento del *target* presentado en una localización señalizada, para mejorar la ejecución de la tarea mediante una evaluación más profunda de esos estímulos.

En la literatura previa sobre la IOR la única Pd es la encontrada por Tian et al. (2011a). En este caso la Pd se vinculó con la actividad del lóbulo parietal superior, que reflejaría los cambios en el despliegue de la atención, contrariamente al significado funcional que le atribuye Potts (2004). En comparación con la P2 de Potts (2004), en el estudio de Tian et al. (2011a) la latencia de la onda fue más temprana y su distribución fue posterior y lateralizada (electrodos parietales derechos), si bien los autores no analizaron electrodos fronto-centrales, con lo que resulta difícil realizar una comparación de los resultados de ambos estudios entre sí, y de los estudio de Tian et al. (2011a) con los de la presente tesis. Se han observado otras P2 posteriores en otros estudios sobre la IOR, como es el caso de McDonald et al. (1999) y Prime y Jolicoeur (2009a). En McDonald et al. (1999), se registró una P2 posterior, encontrándose reducida en las condiciones de señalización. Debido a la latencia ligeramente más tardía de esta onda (270 ms) y al hecho de ser registrada sobre electrodos parietales y occipitales, los autores sugirieron la posibilidad de que estuviese relacionada con procesos próximos o relativos a la respuesta (como la toma de decisiones o algún procesamiento sobre el comando motor). Otra alternativa ofrecida fue que las variaciones de esta onda se debiesen a los efectos de la atención sobre etapas tardías del procesamiento estimular. Ambas alternativas coinciden parcialmente con las funciones de evaluación de los estímulos atribuidas a las P2 anteriores (Gajewski et al., 2008; Potts, 2004; Potts y Tucker, 2001), pero su distribución posterior y la reducción ante estímulos señalizados indica que se trata de una onda diferente a nuestra Pd. En el estudio de Prime y Jolicoeur (2009a), en los ensayos *go* del experimento 1 se registró una menor P2 ante *targets* señalizados, con máximo en electrodos centrales. Sin embargo, no se dio una interpretación funcional de este resultado por parte de los autores. Debido a la ausencia de tal interpretación y a que los procesos relativos a las tareas *go/nogo* se alejan de los objetivos del presente trabajo, no es posible profundizar en la comparación entre nuestra Pd y esta P2 central, más allá de la descripción de sus distribuciones.

El único estudio en el que se encontró una P2 anterior y relacionada con la señalización espacial es el de Prime y Jolicoeur (2009b). Empleando un diseño de tarea mucho más parecido al de nuestra tarea-base (tarea de discriminación de la identidad, disposición vertical, empleo de *cue-back*) se registró una P2 anterior, que presentó una mayor amplitud ante *targets* señalizados. Además, el análisis de latencias indicó que en la condición de señalización P2 se encontró demorada con respecto a la condición no señalizada. Al igual que en Potts y Tucker (2001), se encontró que la latencia de esta P2 correlacionó con el TR. En

este sentido, la P2 registrada por Prime y Jolicoeur (2009b) parece encajar con las características de una P2 anterior relacionada con una evaluación más profunda de un *target* previamente señalado, y hace plausible la interpretación de esta onda como reflejo de un mayor procesamiento de las características relevantes en tareas de discriminación similares al estudio de Prime y Jolicoeur (2009b) y a nuestra tarea-base. Desde esta perspectiva, la Pd registrada en el UVF en la presente tesis indicaría que la señalización de la posición del *target* en este hemisferio visual hizo necesaria una mayor evaluación de sus características relevantes para realizar la discriminación que exigía la tarea.

Además, el hecho de que esta positividad diferencial asociada a la señalización espacial se observase en el UVF en esta tarea puede interpretarse, en el contexto de las asimetrías visuales, como un correlato de un proceso de re-evaluación del *target* cuando éste se presenta en el hemisferio visual con menor resolución atencional. En este sentido, la señalización de la localización del *target* pudo provocar un efecto ‘tipo-P2’ que se relacionaría con una evaluación extra de estímulos que contienen la característica relevante para la tarea pero que son presentados en localizaciones cuyo procesamiento visual se ha visto reducido, como indicó el decremento de la amplitud de N1.

En la tarea vertical de discriminación de la localización, la señalización espacial se acompañó en ambos hemisferios visuales de una Pd, con una latencia y distribución similares a la Pd encontrada en la tarea-base (344-366 ms en el UVF; 358-376 ms en el LVF y con máximos de amplitud en electrodos frontales y centrales). En esta tarea, la relevancia de la dimensión espacial conllevaría una mayor implicación de los procesos ejecutivos ya que discriminar el *target* en función de su localización cuando ésta había sido señalizada y, por tanto, asociada a un menor procesamiento visual (menor N1) y a respuestas más lentas (mayor TR), pudo haber generado cierta incongruencia cuya resolución se reflejaría en la aparición de Pd en ambos hemisferios con una distribución fronto-central en el cuero cabelludo. Por otra parte, la relevancia de la localización, con el consiguiente mayor procesamiento (*top-down*) de la dimensión espacial de los *target*, disminuiría o neutralizaría las asimetrías verticales encontradas en la tarea-base, en la que la característica relevante era el color.

Por último, cuando manipulamos la disposición de los estímulos y los presentamos en el meridiano horizontal, nuestros análisis no revelaron efectos significativos en la fase de ascenso a P3, a pesar de que fueron observados los efectos conductuales de la IOR. Los trabajos previos de Wascher y Tipper (2004) y de Satel et al. (2012, 2014) mostraron que, con esta disposición, se obtuvieron ondas Nd vinculadas con los efectos conductuales de la señalización. En Satel et al. (2014) se indica que con señalización horizontal periférica tales ondas fueron contralaterales a la presentación del *target*, mientras que con señalización central fueron tanto ipsi- como contralaterales. Los estímulos en nuestras tareas se presentaron en la periferia, por lo que, en principio, cabría esperar la obtención de una Nd contralateral. Sin embargo, con respecto a los de Satel y colaboradores (2012, 2014), en nuestro estudio los estímulos se presentaron en localizaciones lateralizadas menos periféricas (4,5° frente a 6° y 8,7° en los estudios de Satel et al. de 2012 y 2014, respectivamente), lo que fácilmente explicaría la ausencia de tales Nd lateralizadas. Por otra parte, Satel et al. (2014) observaron Nd ipsi- y contralaterales en la condición con señales centrales endógenas. Puesto que en nuestra tarea se emplearon siempre señales exógenas, ambos conjuntos de resultados son difíciles de comparar. En cuanto a los resultados con señalización exógena, en Satel et al. (2014) se encontraron Nd ipsilaterales, aunque éstas no alcanzaron significación estadística, mientras que sí lo hicieron las contralaterales. Un resultado similar se encontró en el estudio de Wascher y Tipper (2004), no obstante con valores de periferia menores a los empleados aquí (i.e. 2,2°). En este caso hallaron diferencias tanto ipsi- como contralaterales

significativas que se asociaron al efecto de la IOR. Estos resultados difieren de la ausencia de efectos en los resultados en nuestra tarea horizontal. Una explicación alternativa a estas discrepancias podría estar relacionada con el diseño de análisis empleado en la tarea horizontal de la presente tesis, en el que se compilaban las condiciones únicamente por tipo de señalización y compatibilidad espacial E-R, lo que impediría observar efectos en los PE visuales ipsi- o contralaterales a la presentación del *target*.

En cuanto a la ausencia de una Pd en esta tarea, no es posible ofrecer una misma explicación que para la Nd, puesto que no se ha descrito una lateralización (fue encontrada sobre electrodos de línea media), al igual que las P2 anteriores cuyo vínculo con la Pd hemos propuesto. Para tratar de dar una explicación plausible, se deben tener en cuenta ciertas posibilidades sobre esta onda. La Pd se ha observado exclusivamente en el UVF en la tarea de discriminación del color. Sin embargo, en la tarea de discriminación de la localización se encontró una Pd en ambos hemisferios visuales (aunque no con señalización conjunta, donde se observó de nuevo el patrón Nd/Pd, como se tratará en el apartado 5.1.2.4.3). Partiendo de la interpretación funcional de la Pd, cuando en una tarea la localización es la característica relevante, su repetición implica un mayor esfuerzo evaluativo por coincidir la dimensión relevante con la que provoca IOR, por lo que se genera incongruencia. De forma alternativa, en los estudios previos con disposición horizontal la IOR se relacionó solamente con la Nd (Satel et al., 2012, 2014), por lo que cabe la posibilidad de que cuando los estímulos se presentan en el eje horizontal, la IOR se asocie solamente una Nd que, como se ha expuesto más arriba, no sería posible analizar con el diseño empleado en esta tesis, debido a que se presentaría contralateralmente al *target*. Por tanto, es posible sugerir que en la tarea horizontal sólo se esperaría encontrar una Nd para la que nuestro diseño de análisis no es sensible.

5.1.2.4.2 Efectos de la señalización del color

En ninguna de las tareas se han encontrado ondas diferenciales en esta condición, independientemente del hemisferio donde se haya presentado el *target*, de la disposición de los estímulos en el campo visual o de las demandas de la tarea. Puede decirse, por tanto, que la repetición de la característica no espacial no produce cambios de amplitud en el rango de latencias de la Nd/Pd. Esta ausencia de efectos también se observó en los resultados conductuales, lo que podría considerarse otra evidencia de que estas ondas diferenciales parecen ser un correlato fiable de la IOR espacial (Satel et al., 2014).

Nuestros datos muestran que la señalización de la localización y la del color obedecen a mecanismos diferentes en relación con la IOR, y que mientras la primera parece estar relacionada con ella, la segunda no se asocia a la IOR. Desde un punto de vista estricto, que no se hayan encontrado ondas diferenciales en esta condición no puede deberse a otras variables distintas de la señalización. Es posible descartar factores como la disposición de los estímulos (vertical/horizontal) o la dimensión relevante para la respuesta (localización/color), ya que todas estas variables fueron manipuladas, pero en ninguna de las tareas empleadas se ha encontrado el efecto de la señalización no espacial. Por tanto, sólo parece deberse a que la repetición del color no ha producido IOR. Otra posibilidad es que algunas características de las tareas impidan la observación del efecto, tales como un CTOA que no se ajuste a la evolución temporal de la IOR no espacial o incluso que las condiciones experimentales empleadas no hayan sido capaces de provocarla, como ya se ha discutido en relación con los resultados conductuales.

Para dar una respuesta concluyente sobre cómo es la relación entre las ondas diferenciales y la IOR no espacial, sería necesario un diseño que permitiese observar los

efectos conductuales de la IOR no espacial y observar si hay variaciones en los PE que ocurran al mismo tiempo. Si se asume que la Nd/Pd reflejan los mecanismos de la IOR, el presente resultado sería coherente con la propuesta de Satel et al. (2014), mientras que la conclusión en caso contrario (efecto conductual pero ausencia de variaciones en los PE en esta latencia) abriría dos posibilidades: bien que la IOR espacial y no espacial comparten el mismo mecanismo, pero que éste no está reflejado por las ondas diferenciales bien que las bases neurales del mecanismo no espacial son diferentes a las del fenómeno espacial, pudiendo ser Nd/Pd correlato únicamente de la IOR espacial. De nuevo, aunque los presentes resultados apoyan la idea de que las ondas diferenciales son el reflejo del mecanismo que subyace a la IOR espacial, será necesario poder excluir otras posibilidades para poder confirmar esta propuesta.

5.1.2.4.3 Efectos de la señalización de la localización y del color

Esta condición produjo de nuevo una Pd en el UVF y una Nd en el LVF en la tarea-base, del mismo modo que ocurrió con la señalización espacial. En la tarea de discriminación de la localización, en los ensayos con señalización conjunta también se observó este patrón (Nd/Pd), lo que contrasta con la Pd encontrada en ambos hemisferios visuales en la condición de señalización únicamente espacial. Considerando el efecto de la señalización espacial y no espacial por separado, discutido en los apartados anteriores, podemos considerar que los resultados en la condición de señalización conjunta fueron similares a los de la señalización espacial, siendo la única diferencia en este caso la ausencia de Nd en el LVF en la tarea de discriminación de la localización. La latencia y la distribución posterior de las Nd que se observaron en el LVF ante la señalización de la localización y del color fueron, además, muy similares en la tarea-base y en la de discriminación de la localización (280-350 ms en la tarea-base, 260-320 ms en la tarea de discriminación de la localización). La diferencia entre ambas tareas con respecto a la señalización únicamente espacial podría deberse a que, con la señalización conjunta, la mayor sensibilidad del LVF a los factores espaciales hiciese necesaria una reorientación de la atención sobre una localización señalizada, más que una evaluación de mayor profundidad sobre un estímulo exactamente igual al *cue* (y con una tendencia a la facilitación no significativa en los TR), de igual modo que ocurre en la tarea de discriminación del color. Los resultados en este hemisferio podrían explicarse de forma alternativa pero complementaria. En el LVF, con una mayor resolución en tareas de atención visual (ver Karim y Kojima, 2010), el conflicto generado en los ensayos en los que se debía discriminar la localización, y ésta a su vez generaba IOR, se vería reducido en los ensayos en los que la señalización se producía tanto por la misma característica a discriminar como por una característica no relevante para la tarea (el color) pero que al haberse repetido generaba cierta facilitación para la evaluación y selección del *target*.

Por su parte, como ya se ha adelantado, la señalización conjunta espacial y no espacial de los *targets* presentados en el UVF evocó una Pd tanto en la tarea-base como en la de discriminación de la localización, con una distribución anterior y una latencia más tardía. De nuevo, se podría asumir que en estos casos la Pd está relacionada con las P2 anteriores, lo que llevaría a sugerir que la señalización conjunta requirió un mayor análisis de las características relevantes, del mismo modo que sucedió en la condición de señalización espacial.

La presentación horizontal de los estímulos implicó, de nuevo, que no se encontrase ninguna diferencia de amplitud en el trazado entre N1 y P3. El patrón observado de ondas diferenciales en las tareas verticales podría llevar a esperar un resultado similar en esta tarea, por lo que la desaparición de este tipo de efectos podría deberse bien a la propia disposición

horizontal o bien al diseño de análisis realizado. De nuevo, nuestro resultado en la tarea de disposición horizontal de los estímulos contrasta con los de investigaciones previas en las que la señalización espacial produjo Nd contralaterales al hemisferio de presentación del *target* (Satel et al., 2012, 2014; Wascher y Tipper, 2004). Así, como se expuso en el anterior apartado (5.1.2.4.1) de esta discusión, en nuestro diseño de análisis se compilaron las condiciones únicamente por tipo de señalización y compatibilidad E-R, lo que dificulta observar efectos en los PE visuales ipsi- o contralaterales a la presentación del *target*.

A modo de resumen, podemos interpretar que las ondas diferenciales en este rango de latencias son equiparables a las P2 anteriores (Pd) y a las N2 posteriores (Nd). Por un lado, las Pd encontradas en nuestros resultados son muy similares en latencia y distribución con las P2 anteriores descritas en la literatura, relativas a un procesamiento de los estímulos en estructuras neurales a las que se les atribuyen funciones ejecutivas, reflejando una mayor evaluación de los estímulos señalizados para la emisión de una respuesta adecuada (Gajewski et al., 2008; Potts, 2004). Como norma general, las Pd se han encontrado en el UVF, salvo en la condición de señalización espacial en la tarea de discriminación de la localización, en la que se observaron también en el LVF. En este caso, es probable que la importancia de la dimensión espacial hiciese que se minimizasen las asimetrías visuales sobre el procesamiento espacial entre hemisferios, de forma que la Pd en el LVF sería el reflejo de un mayor procesamiento de la dimensión espacial como característica relevante para la tarea (Potts y Tucker, 2001). Por otro lado, la Nd observada en el LVF en las tareas verticales estaría relacionada con el despliegue de la atención sobre un *target* que posea alguna característica relevante que debe discriminarse y cuyo procesamiento visual se ha visto afectado por la señalización previa de su localización (Hopf et al., 2000, 2004; Potts y Tucker, 2001). Esta deflexión negativa se ha encontrado principalmente en el LVF, posiblemente debido a que la señalización se está produciendo en el hemisferio visual que presenta ventajas relativas a la atención espacial (He et al., 1996). Esta vinculación de la Nd con la dimensión espacial y con la atención podría significar el despliegue atencional sobre el estímulo relevante presentado en una localización ya atendida sobre el que, al menos en nuestras tareas, se debe ejercer algún tipo de discriminación. Esta negatividad ha sido relacionada con la IOR en distintas ocasiones, con una interpretación próxima a la ofrecida en la presente tesis (Satel et al., 2012; Tian et al., 2011a; Wascher y Tipper, 2004). La presencia de la Nd acompañando al efecto conductual ha hecho que fuese propuesta como correlato de la IOR (Satel et al., 2014), lo que podría tener apoyo experimental en los resultados de nuestras tareas verticales. Sin embargo, el conjunto de la evidencia experimental en nuestros resultados no nos permite apoyar o rechazar con rotundidad esta hipótesis, debido a que en nuestra tarea horizontal se ha encontrado el efecto conductual de la IOR sin acompañarse de una Nd. La distribución contralateral al *target* de las Nd observadas en otros trabajos que emplearon tareas con disposición horizontal podría ser la causa de que en nuestra tarea horizontal no se haya encontrado tal negatividad diferencial, puesto que el diseño de análisis empleado se agruparon las condiciones por tipo de señalización y mano de respuesta, lo que impidió explorar este tipo de lateralización en los PE analizados, pero que responde al análisis de otros efectos de interés para contrastar las hipótesis planteadas en la presente tesis (como es el caso de las posibles interacciones entre la IOR y la compatibilidad espacial E-R). A pesar de los resultados en la tarea vertical, para poder emitir una conclusión con los datos aquí recogidos sería necesario un nuevo análisis que atienda a la relación de lateralidad de estos componentes con respecto al *target* que los evoca con disposiciones horizontales de la estimulación. Además, los futuros resultados permitirán también esclarecer la relación de las ondas diferenciales con la IOR.

5.2 EFECTOS DEL HEMICAMPO VISUAL Y SEÑALIZACIÓN

5.2.1 Efectos conductuales

La elección, en la presente tesis, de tareas con una disposición vertical de los estímulos obedeció al objetivo de contar con condiciones que permitiesen estudiar la IOR sin los posibles efectos de la incompatibilidad espacial E-R. Sin embargo, esta elección se realizó con plena consciencia de que con una disposición vertical se podían observar otros efectos asociados, en este caso, con las asimetrías entre el UVF y el LVF que se han encontrado de forma frecuente en tareas que implican diversas formas de procesamiento visual, y que podrían afectar a la IOR.

En la tarea vertical de discriminación del color, empleada como tarea-base en el presente trabajo, el efecto de las asimetrías visuales consistió en mayores TR en el UVF. Este efecto del hemicampo visual no mostró ninguna interacción significativa con el efecto de la señalización, lo que significa que el diseño empleado permitió observar el efecto conductual de la IOR independientemente del hemicampo de estimulación. Sin embargo, el análisis del porcentaje de errores indicó que hubo una interacción significativa entre el efecto del hemicampo visual y el de la señalización, a pesar de que los efectos principales de ambos factores (señalización y hemicampo) no alcanzaron la significación estadística. En concreto, las comparaciones por pares mostraron que cuando se señaló el color (LNCO) se produjo un mayor porcentaje de errores en el LVF que en el UVF, mientras que cuando se señalaron localización y color el mayor porcentaje de errores se encontró en el UVF.

Contrariamente a lo expuesto sobre los TR, la interacción de señalización y hemicampo sobre el porcentaje de errores indicaría que los efectos de la señalización estarían afectados por el hemicampo de estimulación. Se ha referido una ventaja para la discriminación del color en el LVF (Czigler et al., 2004; Levine y McAnany, 2005), por lo que en principio no se esperaría encontrar un mayor porcentaje de errores en la condición LNCO en este hemicampo. Sin embargo, también se ha atribuido al LVF una clara ventaja en las áreas visuales para el procesamiento de naturaleza espacial, sobre todo en tareas de atención visual (Cavanagh et al., 1999). Si además se tiene en cuenta la ausencia de efectos de la repetición del color sobre los TR (i.e. ausencia de IOR no espacial) el mayor porcentaje de errores ante la repetición del color en este hemicampo podría deberse a una interferencia en su procesamiento generada por el cambio en la localización en la que éste debía ser discriminado.

Alternativamente, la ventaja relativa a la discriminación del color en el LVF explicaría mejor el mayor porcentaje de errores asociado a la condición LOCO en el UVF. Sin embargo, si atendemos a la ventaja que se ha atribuido al UVF en el reconocimiento de objetos (Chambers, McBeath, Schiano y Metz, 1999) podemos aventurar que cuando se señala la localización en la que se debe discriminar el color (que se repite en este caso) en el UVF, y esta señalización espacial genera un incremento del TR (IOR), la repetición de la localización afectaría al reconocimiento del *target* lo que llevaría a la existencia de más errores en la ejecución de estos ensayos.

En las otras dos tareas verticales (de discriminación del color con CTOA de 700 ms y de discriminación de la localización) no se encontró ninguna diferencia entre hemisferios visuales en ningún parámetro de ejecución conductual. La interacción de los factores principales tampoco resultó significativa. La discusión de estos resultados, en principio divergentes con los encontrados en la tarea-base, lleva a considerar las posibles causas de la presencia o ausencia del efecto del hemicampo visual. La comparación entre los resultados de

las tareas de discriminación del color (tarea-base y tarea con CTOA de 700 ms) podría indicar que el efecto del hemisferio varía en función del curso temporal de los efectos de la señalización, mientras que la comparación con la tarea de discriminación de la localización podría indicar que, cuando se requiere prestar atención a la dimensión espacial, se eliminan las asimetrías entre los hemisferios visuales dado que ambos contienen la información relevante para la tarea. De hecho, la ausencia de diferencias entre LVF y UVF en la tarea de discriminación de la localización apoyaría el hecho de que las asimetrías visuales se observan comúnmente en la discriminación de características no espaciales (ver Karim y Kojima, 2010 para una revisión).

5.2.2. Efectos sobre los PE

En nuestros resultados, se observaron diferencias ya a simple vista en los trazados de PE en las latencias de P1/N1 en función del hemisferio (ver también Gunter, Wijers, Jackson y Mulder, 1994). Concretamente, se observó, en general, mayor amplitud de P1 en el UVF que en el LVF, mientras que la amplitud de N1 fue mayor en el LVF. El sustrato neural propuesto para este rango de latencias se sitúa en la actividad en estructuras cerebrales relacionadas con fases tempranas del procesamiento visual, en las cuales se han encontrado diferencias a favor del LVF, sobre todo en situaciones que demandan atención espacial, como sucede en el núcleo geniculado lateral, V1 y MT (Karim y Kojima, 2010). Como también se recoge en la misma revisión, los estímulos en el LVF producen ondas N1 ligeramente más tempranas que los presentados en el UVF (Liu, Ashida, Smith y Wandell, 2006). Estos autores encontraron que en las áreas visuales V1 y V2, donde la representación de los estímulos es retinotópica, se podía observar una ligera predominancia del procesamiento a estímulos presentados en el LVF. Estudios llevados a cabo en relación a las fuentes neurales de N1, se han descrito los subcomponentes N150, con orígenes en áreas occipitales y registrado principalmente ante estímulos en el LVF, y N155, con orígenes parietales y sin mostrar diferencias entre hemisferios visuales (Di Russo, Spinelli y Morrone, 2001). El mismo grupo de trabajo, posteriormente describió los subcomponentes N1 anterior y N1 posterior, más lateral y posterior ante estímulos presentados en el LVF que en el UVF (Di Russo, Martínez y Hillyard, 2003). Más recientemente, combinando registros de PE e IRMf, Di Russo et al. (2012) distinguieron tres subcomponentes de N1 obtenido en una tarea de atención visuoespacial ante inversión de damero. Los denominaron correlativamente N1a, N1b y N1c. N1a, con una latencia a pico de 150 ms y una distribución sobre electrodos frontales y centrales, presentó generadores en la parte más dorsal del SIP; N1b (165 ms), que mostró una distribución occipito-parietal, y generadores en la corteza occipital ventral; y N1c (180 ms), con distribución occipito-temporal y cuyas fuentes se encontraron en la parte posterior del SIP (V3A). A diferencia de los componentes N1a y N1c, dentro de las fuentes estimadas para N1b (corteza occipital) se observó que las áreas visuales VP y V4v presentaban mayor actividad ante la estimulación en el UVF, mientras que V4/V8 se activaba por igual ante la estimulación en ambos hemisferios.

Los resultados de N1 en la presente tesis mostraron que ante los *targets* señalizados espacialmente se produjeron menores amplitudes de esta onda que presentaron diferente distribución pericraneal y rango temporal en función del hemisferio visual en el que se produjo la señalización espacial del *target*. Así, en el UVF esta disminución de la amplitud de N1 presentó un mayor rango temporal y una distribución en electrodos centrales, mientras que en el LVF el efecto fue de menor duración y con distribución parieto-occipital. Estas diferencias en función del hemisferio, si bien obtenidas en un contexto experimental diferente, podrían relacionarse con algunos de los subcomponentes de N1 descritos por Di Russo et al. (2012). Así, se podría sugerir que la distribución con la que se ha registrado la

N1 en los presentes resultados podría deberse a que la señalización afectó a diferentes componentes de N1 en función del hemisferio visual en el que se produjo, relacionando muy tentativamente el efecto observado en el UVF con el componente N1a, y el observado en el LVF con el componente N1b de Di Russo et al. (2012).

El análisis del trazado de PE en la tarea vertical con discriminación del color mostró, además, que los efectos de la señalización espacial en el rango de latencia que se corresponde con la rampa de ascenso a la onda P3 fueron diferentes en función del hemisferio visual. Así, la señalización espacial produjo una deflexión positiva que dio lugar a un componente Pd con distribución frontocentral en el UVF, mientras que en el LVF produjo una deflexión negativa que dio lugar a un componente Nd con distribución parieto-occipital.

Como ya se ha destacado, cuando se presentan los estímulos en el eje vertical del campo visual se dan asimetrías que favorecen en general al LVF (Karim y Kojima, 2010). En este sentido, aunque la resolución espacial normalmente está limitada por factores que van desde elementos ópticos a filtros neuronales en la corteza visual, incluso en tareas muy simples (i.e., detección la orientación de líneas), se ha observado de forma repetida que la ejecución mejora cuando se dirige el foco de atención hacia los estímulos. Este efecto se ha denominado resolución atencional y se ha observado que es de mayor magnitud en el LVF (Cavanagh et al., 1999). Se ha sugerido que esta ventaja del LVF en la resolución atencional puede deberse en parte al hecho de que este campo visual está esencialmente representado en las áreas superiores de la corteza visual, que es adyacente a, y tiene proyecciones más densas con regiones parieto-occipitales relacionadas con el control espacial de la atención (Gazzaniga y Ladavas, 1987; Maunsell y Newsome, 1987; Posner et al., 1987). Más aún, estudios en el ámbito de la atención visuoespacial han encontrado que la señalización periférica aumenta el contraste aparente de los estímulos (Carrasco et al., 2004; Fuller et al., 2008), y que este efecto es mayor en el LVF (Fuller et al., 2008).

Teniendo en cuenta lo anterior, la Nd observada aquí en el LVF se puede interpretar como un efecto ‘tipo-N2’ que reflejaría una relocalización del foco de atención espacial hacia *targets* que, aunque aparecen en el campo visual con mayor resolución atencional, lo hacen en una localización en la que los procesos de discriminación de su característica relevante (color en este caso) se han visto previamente reducidos/inhibidos, tal y como refleja la reducción de la amplitud de N1 en áreas parieto-occipitales en esta misma condición y hemisferio.

Por su parte, las Pd encontradas en el UVF podrían indicar la activación de un proceso *top-down* para realizar una mayor evaluación de un estímulo con una característica (color) relevante que aparece en localizaciones señalizadas en las que se ha producido IOR (Gajewski et al., 2008; Potts y Tucker, 2001) pero que se presenta en el hemisferio visual con menor resolución atencional (Cavanagh et al., 1999).

Además, el patrón Pd-UVF/Nd-LVF se encontró en la tarea-base en las condiciones de señalización espacial, pero se perdió en la condición de señalización espacial en la tarea de discriminación de la localización. En esta tarea tampoco se encontró ningún efecto conductual relativo al hemisferio, y la señalización espacial se acompañó de una Pd en ambos hemisferios visuales. En este caso, como ya se ha discutido en el apartado 5.1.2.4.1, la información espacial fue la que definió al *target*, característica en la que se basó la discriminación y la elección de la respuesta. Los resultados conductuales y de PE pueden interpretarse de acuerdo a las funciones que reflejaría Pd y que recogimos más arriba. Desde esta perspectiva, la relevancia de la localización para la tarea implicaría un procesamiento extra sobre la dimensión espacial del *target* señalado. Esta mayor evaluación de la

característica espacial se traduciría en una Pd en el LVF y una pérdida del efecto de las asimetrías sobre los resultados conductuales analizados.

En cuanto a la señalización conjunta (LOCO), se volvió a observar una Pd en el UVF y una Nd en el LVF en todas las tareas verticales, incluso en la tarea de discriminación espacial, aún siendo el color la característica no es relevante. Atendiendo a la sugerencia de Hu et al. (2011), según la cual la repetición de las características no espaciales puede interferir con la focalización de la atención dificultando la detección de la ocurrencia del *target*, la repetición del color (no relevante) y de la localización (relevante) permitieron observar una Nd en el LVF que podría reflejar el efecto en la focalización de la atención, de acuerdo con la interpretación ofrecida más arriba, en la que la Nd reflejaría una relocalización del foco atencional.

Las variaciones registradas en la amplitud de P3 ocurrieron sólo en el UVF ante señalización del color en la tarea-base y ante señalización espacial en la tarea vertical de discriminación de la localización. El hecho de que los efectos sobre esta onda se produjesen en ambas tareas en el hemisferio superior podría estar relacionado con la superioridad atribuida a este hemisferio en la ejecución de tareas de búsqueda visual, en las que se ha de realizar un desplazamiento voluntario del foco de atención para seleccionar el estímulo relevante en el campo visual (Previc y Blume, 1993). Según se ha ido discutiendo en los apartados 5.1.2.3.1 y 5.1.2.3.2, los resultados obtenidos con esta onda en relación a los efectos de la señalización no permiten relacionarla de modo directo con la IOR, sino con un mayor procesamiento, en estadios post-perceptivos, bajo ciertas condiciones de señalización, cuando la característica señalizada es además la dimensión relevante para la tarea, con el fin de dar una respuesta adecuada a las demandas de la misma (Prime y Jolicoeur, 2009b; Potts y Tucker, 2001).

En síntesis, los resultados conductuales mostraron que sólo en la tarea-base se observaron las asimetrías visuales en los TR, sin que se presentase una interacción con el efecto de la señalización. Por el contrario, la interacción de ambos efectos fue observada en el análisis del porcentaje de errores, implicando diferencias en las condiciones de señalización en las que se repitió el color, característica relevante en esta tarea. Esta es la primera observación de interacción entre la señalización y el hemisferio visual, que indicaría que en estas tareas es necesario controlar los posibles efectos que las asimetrías entre los hemisferios visuales pueden tener sobre diferentes efectos de la señalización y de la IOR, si bien la disposición vertical permite observar el efecto de la IOR libre de efectos de incompatibilidad E-R. El control de esta variable también implica tener en cuenta el curso temporal de los efectos, ya que podrían no estar presentes con valores de CTOA más cortos. Por último, la relevancia de la dimensión espacial para la tarea se ha revelado como un factor determinante en la observación de asimetrías verticales en la presente tesis, ya que en la tarea que requería una discriminación de la localización del *target* se perdió el efecto del factor hemisferio visual y no hubo ningún tipo de interacción significativa. En los PE de esta última tarea se encontró que la señalización únicamente espacial produjo una Pd en ambos hemisferios, lo que es una excepción en el patrón Pd-UVF/Nd-LVF que se encontró en el resto de los casos. Asimismo, las variaciones en P3 sólo fueron observadas en el UVF, lo que vuelve a señalar que la característica relevante, en la que se basa la discriminación, puede mostrar diferencias en función del hemisferio visual en la que se presenten los estímulos. A la vista de los presentes resultados, será recomendable que las futuras investigaciones que opten por emplear un diseño vertical para estudiar la IOR controlen las posibles diferencias entre los hemisferios visuales en los que se presenta la estimulación, incluso cuando empleen valores de periferia bajos.

5.3 EFECTO DE LA COMPATIBILIDAD ESPACIAL E-R (EFECTO SIMON) Y SEÑALIZACIÓN

5.3.1 Efectos conductuales

La disposición horizontal de los estímulos (tarea horizontal de discriminación del color) permitió observar el efecto Simon, que se tradujo en un enlentecimiento significativo de los TR en los ensayos en los que el *target* se presentaba en el hemisferio opuesto a la mano de respuesta. Basándonos en los resultados de autores como Ivanoff et al. (2002) o Wang et al. (2013), en los que se observó que el efecto Simon aumentaba cuando éste se producía en ensayos con IOR, esperaríamos haber encontrado un mayor efecto de la incompatibilidad espacial E-R en las condiciones con señalización de la localización (LOCN) y con señalización de localización y color (LOCO). Sin embargo, no se observó ninguna interacción significativa entre la señalización y la compatibilidad E-R en los TR. Tal interacción se observó en los porcentajes de error, y mostró que en la condición LOCO se observó un mayor porcentaje de errores cuando *target* y mano de respuesta fueron espacialmente incompatibles (i.e. con efecto Simon).

En la literatura científica se ha dado una explicación de la interacción entre la IOR y el efecto Simon, basada en la existencia de una interacción entre los códigos espaciales implicados en ambos fenómenos (ver Hommel, 2011). Hilchey, Ivanoff, Taylor y Klein (2011) investigaron cómo afecta la IOR al efecto Simon, partiendo del modelo del proceso dual (De Jong et al., 1994)²⁵, según el cual el efecto Simon depende de la activación automática de un código de respuesta por parte de la localización del *target* y de un código activado por su identidad, relevante este último cuando es el criterio de respuesta en la tarea. Hilchey et al. (2011) analizaron los datos conductuales provenientes de tres tareas de discriminación de la localización y de la identidad, obteniendo en cada caso la función SAT (*speed-accuracy tradeoff*), en la que se relaciona la precisión de la ejecución con el TR, de modo que cuanto menor es el TR peor es la ejecución (mayor tasa de errores), debido, bajo circunstancias normales, a la existencia de criterios de respuesta menos conservadores basados en la rapidez frente a la exactitud de respuesta (ver, para una revisión, Heitz, 2014). Los resultados mostraron que la IOR afectaba tanto al código de la localización del *target* como al código asociado a su identidad, si bien no los afectaba en la misma medida. Concretamente, en la tarea de discriminación de la identidad el efecto de la IOR fue prominente sobre el código de la localización (irrelevante), en detrimento del código relativo a la identidad (relevante) (ver también Klein e Ivanoff, 2011). Es decir, se produce un aumento del efecto Simon en las condiciones de señalización de la localización. Para tratar de llegar a una explicación sobre el aumento del efecto Simon observado bajo condiciones de señalización espacial, Wang et al. (2013) analizaron los datos conductuales y de IRMF de una tarea de discriminación del color. Por un lado plantearon una hipótesis inhibitoria, basada en dos casos en los que se recurrió a la inhibición espacial para explicar cómo el efecto Simon se ve aumentado con *targets* señalizados: el primero es el "*inhibitory tagging*" de Fuentes et al. (1999), por el cual el acceso a la respuesta adecuada (marcada por la identidad del estímulo) se vería dificultado por la competición con la dimensión irrelevante (localización) del mismo; el segundo lo constituyen los hallazgos de Hilchey et al. (2011), según los cuales la IOR retrasaría los dos códigos activados por el *target* (el código de identidad -relevante-, y el código de localización), siendo el efecto de la IOR mayor sobre el código de localización que sobre el código de identidad. Ambos modelos predicen que el patrón observado de interferencia entre el efecto Simon y la IOR se debe a que se retrasan las respuestas en la condición "señalizado-incongruente". Por otro lado, la hipótesis alternativa sería que la

²⁵ Ver apartado 1.7 IOR y compatibilidad espacial estímulo-respuesta (efecto Simon), en la Introducción.

coincidencia de la representación espacial de la respuesta a la dimensión relevante del *target* (p. ej. respuesta con la mano derecha ante estímulos rojos) y la activada por la dimensión irrelevante (aparición la localización derecha), causaría un efecto de facilitación en este tipo de ensayos. Es decir, frente a unos TR más lentos ante los ensayos "señalizado-incongruente" (hipótesis inhibitoria), el incremento del efecto Simon cuando existe IOR se debería a una facilitación de las respuestas en los ensayos "señalizado-congruente", debido a que comparten la misma representación espacial. Los autores se decantaron por esta última hipótesis para explicar sus resultados, en los que replicaron el aumento del efecto Simon en ensayos con *targets* señalizados, si bien no contaron con una condición neutra con la que comparar los efectos.

Tanto en los análisis de los TR en el presente trabajo como en los resultados de otros estudios previos (por ejemplo, Lupiáñez et al., 1997) no se halló ninguna interacción entre la IOR espacial y el efecto Simon, a pesar de que el metaanálisis de Ivanoff et al. (2002) parece confirmar que tal interacción existe. Una posible explicación de por qué no se ha encontrado una interacción significativa se halla en Klein e Ivanoff (2011), trabajo en el que se recogen los resultados de diferentes experimentos en la literatura relacionados con la atención visual y el efecto Simon. El efecto Simon se encontró reducido cuando los procesos de control ejecutivo fueron capaces de excluir la información relativa a la localización (irrelevante) y de seleccionar la relevante para la respuesta, lo que parece indicar que la ausencia de interacción sería debida a un correcto filtrado de la información no relevante durante la ejecución de la tarea. De ser esta la causa, además de no encontrar una interacción entre IOR y efecto Simon en nuestros resultados, tampoco se hubiese encontrado un efecto significativo de la incompatibilidad E-R, lo que nos lleva a descartar esta explicación. Otra posible explicación tiene relación con la falta de potencia estadística en los datos, como se propuso en el artículo de revisión de Ivanoff et al. (2002). Como resultado de su metaanálisis, en el que se incluyeron los resultados de seis trabajos experimentales, los autores sugirieron que los efectos más débiles o con mayor variabilidad necesitarían un mayor tamaño de la muestra para alcanzar la significación estadística. En nuestros resultados, si bien la interacción entre señalización espacial y efecto Simon no fue significativa, bajo la condición E-R incompatible se encontraron TR ligeramente más lentos en los ensayos con señalización espacial (LOCN) que en los ensayos sin señalización (LNCN), del mismo modo que la señalización del color se acompañó de un mayor enlentecimiento con respecto a los no señalizados, también en la condición de incompatibilidad. En el caso de la señalización conjunta, mientras que en la condición compatible los resultados son semejantes a los de la señalización únicamente espacial, bajo la condición de incompatibilidad la condición LOCO presentó TR más lentos que la condición LOCN. Detrás de estos resultados es posible que se encuentre una interacción entre ambos efectos aunque no se haya alcanzado la significación estadística, como se ha apuntado, implicando a los códigos sobre localización e identidad de los *targets*. Debido a ello, y teniendo en consideración que el análisis del porcentaje de errores sí mostró una interacción entre la IOR y el efecto Simon, podría considerarse la falta de potencia estadística como una posible causa de la ausencia de significación estadística en la interacción entre ambos efectos sobre los TR del presente estudio. Sin embargo, los valores del tamaño del efecto asociados a aquellos factores que tuvieron efectos significativos, tal y como se aprecia en los resultados de la presente tesis, no parecen indicar que el tamaño de la muestra fuese inadecuado.

5.3.2. Efectos sobre los PE

En la tarea horizontal de discriminación del color, la señalización espacial (LOCN) se asoció con reducciones en la amplitud de N1 en ambas condiciones de compatibilidad

espacial E-R (ver Tabla 8 de Resultados). Sin embargo, en la condición de señalización de localización y color (LOCO) sólo se observaron reducciones de la amplitud de N1 cuando estímulo y respuesta fueron espacialmente incompatibles. Por otra parte, la señalización no se asoció a efectos diferenciales indicativos de la existencia de las ondas Nd y Pd en ninguna de las condiciones de compatibilidad E-R. Por último, el único efecto observado sobre P3 se encontró en la condición E-R incompatible, con una reducción de su amplitud cuando se señalizó el color del *target* (LNCO).

En un análisis más detallado de los resultados de N1, es de destacar que, si bien la señalización espacial (LOCN) produjo reducciones de su amplitud independientemente de la compatibilidad E-R, estas reducciones presentaron diferencias en su distribución pericraneal en función de la compatibilidad espacial E-R. Así, mientras que en la condición E-R incompatible la reducción de N1 mostró una distribución que abarcó desde electrodos frontales hasta parietales bilaterales y de línea media, en la condición E-R compatible esta reducción se distribuyó en electrodos centro-parietales con lateralización izquierda.

Vogel y Luck (2000), empleando una tarea de discriminación con disposición horizontal de los estímulos, observaron una reducción de N1 ante señalización espacial con distribución en electrodos centrales y precentrales que atribuyeron a la intervención de una activación de procesos de preparación motora. Las condiciones experimentales típicas en las que se estudian los efectos de la compatibilidad espacial E-R (y, por tanto, el efecto Simon; ver Hommel, 2011) establecen la localización del *target* como la característica irrelevante para la tarea, y un atributo no espacial del mismo (como el color) como la característica relevante, asociada a la respuesta (como en la tarea empleada en esta tesis). En este sentido, la codificación espacial (irrelevante) de los estímulos *target* puede interferir con las representaciones espaciales de las posibles respuestas, que se basan en una característica no espacial.

Según lo anterior, las reducciones en la amplitud de N1 asociadas a la señalización espacial bajo incompatibilidad E-R, con una distribución centro-parietal similar, podrían indicar que en el rango de latencia de esta onda se produjeron efectos relacionados con la activación adicional de procesos de respuesta en los ensayos en los que la localización del *target* (previamente señalizada) y la mano de respuesta fueron incompatibles. Esta explicación es extensible a la distribución encontrada en la condición en la que se señalizó tanto la localización como el color (LOCO). En los ensayos espacialmente incompatibles presentaron una distribución similar a la observada en los ensayos incompatibles con señalización espacial, aunque más restringida a electrodos centro-parietales. Así, la reducción de N1 en esta tarea podría indicar que los efectos producidos por la incompatibilidad espacial E-R se superpusieron a los de la señalización espacial, provocando la distribución pericraneal observada.

En la condición espacialmente compatible, la señalización espacial (LOCN) se acompañó de una reducción de amplitud de N1 en electrodos posteriores semejante a la observada en el LVF en la tarea-base, si bien en este caso las diferencias no fueron significativas en los electrodos derechos más alejados de línea media, a pesar de que la distribución de la onda es bilateral. Este es el único caso en el presente trabajo en que se encontró el efecto de la señalización en electrodos con una distribución lateralizada, sin haber encontrado tampoco ningún resultado similar en la literatura previa. Es posible que esta lateralización pueda estar relacionada de algún modo con las asimetrías que presenta N1 en función del hemisferio donde se presentaron los estímulos, reflejo de la codificación espacial del *target* basada en los otros estímulos del entorno (Wascher et al., 2009), si bien no es posible determinarlo de forma inequívoca, debido a que dentro de cada condición de

señalización y de compatibilidad espacial E-R se compilaron los ensayos con *targets* presentados en el hemisferio derecho junto con los presentados en el hemisferio izquierdo.

En cuanto a la condición LOCO, no se han encontrado efectos sobre la amplitud de N1 en la condición de compatibilidad E-R. Esto podría estar indicando que en esta condición los procesos de discriminación reflejados en la onda no están afectados por la señalización espacial. Otra posible explicación estaría relacionada con la coincidencia en este caso de la congruencia espacial E-R junto con la señalización de la localización y del color del *target* (que determina la respuesta), de forma que el efecto de señalización encontrado en otras condiciones esté de algún modo compensado en esta condición. Conductualmente, se observó el efecto de señalización tanto en LOCO-compatible como en LOCO-incompatible (ver tabla 7), pero la amplitud de N1 se ha visto afectada sólo en la condición incompatible. Este resultado contrasta con los obtenidos con la condición de señalización únicamente espacial (LOCN), donde N1 se encontró reducida tanto en la condición compatible como en la incompatible. Considerando estos resultados, la ausencia de N1 en este caso podría estar relacionada con la compatibilidad E-R y con la señalización conjunta del color (relevante) y de la localización del *target*. Por otro lado, si comparamos los efectos de N1 de la condición LOCO en la tarea-base, tarea idéntica salvo por la disposición vertical de los estímulos, se observa que la reducción de N1 tuvo lugar en ausencia de cualquier efecto de compatibilidad, lo que podría estar señalando que la compatibilidad E-R posiblemente estaría afectando a la discriminación de los estímulos visuales que refleja N1 (Hopf et al., 2002; Vogel y Luck, 2000). En el estudio de la IOR, como se ha discutido previamente, las reducciones en esta onda han estado vinculadas al efecto de la señalización, especialmente en tareas de discriminación, si bien no se puede vincular estrictamente con los mecanismos generadores de la IOR (ver apartado 5.1.2.2). En este sentido, los procesos de discriminación no se vieron afectados en esta ocasión por la repetición de la localización del *target* (es decir, no existió reducción de N1 asociada a la señalización espacial), posiblemente debido a que se repitió la identidad y a que, además, esta identidad estuvo asociada a una respuesta compatible con el hemisferio de presentación del *target*. Aunque no es posible encontrar un precedente de este efecto en la literatura previa, existe algún caso, como el de Eimer et al. (2006), cuyos resultados podrían relacionarse con los resultados presentes. Empleando una tarea *go/nogo*, encontraron que si se presentaba un estímulo irrelevante antes del *target*, tal estímulo producía una N1 de mayor amplitud si se presentaba en el mismo hemisferio que la respuesta programada, incluso aunque la respuesta no fuese finalmente emitida, lo que indica que la amplitud de N1 puede verse modulada por la información espacial que requiere la preparación de una respuesta. A pesar de que el diseño de la tarea *go/nogo* de Eimer et al. (2006) no es muy similar al empleado en la tarea horizontal de discriminación del color, es posible que en la condición compatible, la señalización de la identidad (característica relevante para la respuesta) esté afectando a la amplitud de N1 de algún modo, impidiendo que se observe el efecto de la señalización espacial que se observa en otras condiciones.

Por otra parte, en la condición de señalización no espacial (LNCO) se observó una reducción de la amplitud de P3 cuando el *target* y su respuesta asociada fueron espacialmente incompatibles. La investigación previa ha relacionado las variaciones de P3 encontradas bajo el efecto Simon con efectos en la latencia de esta onda, más que con su amplitud (Leuthold, 2011; Valle-Inclán, 1996). En nuestros resultados, las variaciones en P3 asociadas a la señalización del color en la tarea-base no se atribuyeron a los efectos de la IOR, si no a procesos post-perceptivos de evaluación de la característica relevante para la tarea (color), que se verían afectados cuando ésta se repite entre *cue* y *target*, o bien a procesos que vinculan la evaluación de la información relevante para la tarea con la selección de la respuesta adecuada a la misma (ver apartado 5.1.2.3.). En la tarea que nos ocupa, con

disposición horizontal de los estímulos, parece más adecuada la interpretación de que la reducción de P3 reflejaría efectos sobre procesos por los cuales se vincula la evaluación del *target* con la selección de la respuesta adecuada al mismo, que se verían dificultados cuando se produce el efecto Simon, teniendo en cuenta que la reducción de esta onda sólo ocurrió en la condición de señalización del color (característica relevante) bajo incompatibilidad espacial entre la localización del *target* y la mano de respuesta. Además, la distribución de esta reducción de amplitud en electrodos bilaterales fronto-centrales, centrales y centro-parietales apoyaría esta interpretación (Tian y Yao, 2008; Verleger et al., 2005).

Para concluir, nuestros resultados mostraron tanto el efecto Simon como el efecto de la IOR sobre el TR, pero no una interacción significativa entre ambos. Por otra parte, el análisis del porcentaje de errores pareció indicar que existe una interacción entre IOR y efecto Simon, posiblemente implicando a los códigos espaciales de los estímulos *target* y de la respuesta asociada a ellos, que dificultarían la ejecución en aquellos ensayos en los que el *target* apareció en una localización señalizada y opuesta a la mano de respuesta (Hilchey et al., 2011; Ivanoff et al., 2002; Klein e Ivanoff, 2011). El análisis de los PE mostró diferencias en los efectos de la señalización espacial sobre N1 que parecen indicar que cuando éstos se producen en ensayos E-R espacialmente incompatibles se solapan efectos relacionados con una activación de procesos de respuesta en el mismo rango de latencia. Por otra parte, los efectos observados sobre la amplitud de P3 bajo señalización del color en los ensayos espacialmente incompatibles apuntan a una mayor dificultad en la evaluación del *target* vinculada a la selección de la respuesta adecuada ante él. Por otra parte, nuestros análisis fallaron al encontrar efectos de señalización en el rango de latencia entre N1 y P3 (ondas diferenciales) en la tarea horizontal. En investigaciones previas, el trazado en esta latencia se ha visto afectado tanto por el efecto Simon (Cespón, Galdo-Álvarez y Díaz, 2012) como por la IOR (Satel et al., 2014). Del mismo modo, en este trabajo hemos encontrado ondas diferenciales en este rango de latencia relacionadas con la señalización espacial en las tareas verticales, lo que contrasta con los resultados cuando empleamos una tarea horizontal. Como se ha discutido en el apartado 5.1.2.4., es posible que con disposiciones horizontales de la estimulación estas ondas diferenciales tengan una distribución contralateral al *target*, lo que no es posible conocer con el diseño con el que se analizaron los datos en esta tarea.



6 CONCLUSIONES GENERALES

Considerando los objetivos planteados en la presente investigación y los resultados obtenidos en la misma, podemos extraer las siguientes conclusiones:

1. En este estudio se ha observado el efecto conductual de la IOR espacial en todas las tareas empleadas. Este efecto consistió en unos TR más prolongados siempre que *cue* y *target* compartieron la misma localización. El efecto fue significativo aún cuando se manipularon variables tales como el CTOA (700 ms y 2000 ms), la característica relevante para la tarea de discriminación (localización y color) o la disposición de los estímulos (sobre el eje vertical u horizontal). Por el contrario, la repetición del color no ha producido efectos significativos sobre los resultados conductuales que nos permitan concluir que se trate de una IOR no espacial. En contra de lo esperado, ninguno de nuestros diseños de tarea ha podido replicar el efecto de la señalización no espacial observado en trabajos previos. Por último, la señalización conjunta de localización y color también permitió observar los efectos conductuales de la IOR. Las diferencias significativas encontradas entre esta condición y la condición de señalización del color, junto con la ausencia de diferencias entre esta condición y la que implicaba señalización sólo espacial, indica que los efectos encontrados cuando se señalizó conjuntamente localización y color se deben a la existencia de IOR espacial. Haber encontrado un efecto de la IOR espacial en todas las tareas contrasta con la ausencia de efectos de la señalización del color, lo que indica que ambos efectos son independientes, necesitando diseños de tarea diferentes para ser observados. Por tanto, con las condiciones experimentales empleadas, se puede concluir que la señalización del color no es suficiente para hallar el efecto de la IOR no espacial, ni siquiera cuando esta señalización se acompaña de la señalización espacial. Además, los resultados de las diferentes tareas de la presente investigación, permiten concluir que para la observación de la IOR no espacial no es suficiente que se requiera la discriminación del color para la tarea, que los estímulos se presenten en una determinada disposición sobre los ejes horizontal o vertical, ni que el diseño incluya un estímulo de reorientación (*cue-back*) con una localización y color diferentes a los de *cue* y *target*.

2. El registro de los PE ha permitido encontrar diferencias debidas a la señalización espacial en las ondas N1, P3 y en ondas diferenciales (Pd/Nd). Los resultados de la amplitud de N1 han mostrado que ciertas características del diseño de las tareas, entre las que se incluyen las que emplean la presentación periférica de los estímulos y la señalización espacial, están relacionadas con reducciones de esta onda en las tareas de señalización, aunque este efecto no se relaciona directamente con la IOR. Las variaciones registradas en N1 con nuestros diseños no fue consistente en todos los casos con el efecto de la IOR, lo que

confirma que las modulaciones de su amplitud corresponden a un procesamiento de la información espacial que se ve afectado por su señalización, más que a los propios efectos de la IOR. Por su parte, la onda P3 no se asoció a los efectos conductuales de la IOR espacial ni a la señalización del color en sí, ya que los efectos sobre su amplitud se relacionaron en todos los casos con la señalización sólo cuando ésta se producía en la dimensión relevante para la tarea. Observando el conjunto de los resultados, los efectos en su amplitud parecen ser debidos al procesamiento post-perceptivo de la información visual, posiblemente relacionados con el análisis de la característica relevante para la tarea, necesaria para la preparación de una respuesta adecuada. Las ondas diferenciales (Pd/Nd) observadas en las tareas verticales entre N1 y P3, en el rango de latencias de los 260 a los 380 ms, han demostrado ser un posible correlato de los mecanismos sobre los que se sustenta la IOR espacial. Por su latencia y distribución, es posible vincular las Nd a la familia de las N2 posteriores, correlatos del despliegue del foco de atención sobre localizaciones en las que se presentan estímulos que posean alguna característica relevante para la respuesta. Por su parte, las Pd observadas podrían ser semejantes a las P2 anteriores y reflejarían una mayor evaluación de los estímulos en localizaciones señalizadas, para poder emitir una respuesta adecuada a ellos. Sin embargo, la ausencia de estas ondas diferenciales en la tarea horizontal no permite ofrecer una conclusión global sobre la relación entre ellas y la IOR sin explorar, al menos, el efecto de ciertas variables (como la lateralización de las ondas con respecto a los estímulos), que podrían ayudar a explicar estos resultados. Por último, aunque otros estudios han encontrado modulaciones en la amplitud de P1 relacionadas con la señalización espacial, la ausencia de variaciones en esta onda bajo las diferentes condiciones de señalización a pesar del efecto conductual de incremento del TR, indica que P1 no guarda una relación directa con los mecanismos que subyacen a la IOR. Teniendo en cuenta que el CTOA empleado en el presente trabajo fue prolongado (2000 ms), esta conclusión debe mantenerse en la cautela ya que la razón de la ausencia de efectos de la señalización sobre P1 podría deberse, en este caso, a la existencia de un curso temporal más breve de los mismos.

3. El efecto de la señalización sobre los TR no se vio afectado por las asimetrías visuales, aún cuando la presentación vertical de los estímulos produjo un efecto significativo del hemisferio visual en la tarea-base. Esto supone que el diseño vertical permite la observación de los efectos de la señalización sobre los TR (medida conductual sobre la que se observa tradicionalmente la IOR), evitando posibles efectos de compatibilidad espacial E-R. Sin embargo, en la tarea-base los efectos sobre el porcentaje de errores mostraron que existe una interacción que implica a las dos condiciones en las que existe señalización no espacial. En la condición de señalización del color, esta interacción consistió en un mayor número de errores en el LVF que en el UVF, mientras que en la condición de señalización conjunta del color y de la localización hubo más errores en el UVF, hemisferio donde además esta condición tuvo significativamente más errores que la condición sin señalización. Por el contrario, esta interacción no se encontró en las tareas con CTOA de 700 ms y de discriminación de la localización. El efecto del hemisferio de presentación del *target* se observó también en los resultados electrofisiológicos que podrían estar relacionados con la IOR. Las ondas diferenciales positivas (Pd), observadas en el UVF bajo señalización espacial en la tarea-base, indicaron que, cuando los estímulos relevantes se presentaron en el hemisferio visual con menor resolución atencional se produjo una mayor evaluación de estos estímulos para dar una respuesta correcta. Sin embargo, la negatividad diferencial (Nd) observada en las mismas condiciones en el LVF, hemisferio con mayor resolución atencional, se relacionaría con la refocalización automática de la atención sobre una localización ya atendida en la que se ha presentado un estímulo relevante cuya discriminación ha sido previamente inhibida. Además, aunque sin estar relacionada directamente con la IOR, la onda P3 sólo se vio afectada en el UVF, posiblemente relacionada también con la mayor evaluación de la característica

relevante para la tarea cuando ésta fue señalizada en el hemisferio visual con menor resolución atencional. En conjunto, el signo de las ondas diferenciales en función del hemisferio, y la presencia de variaciones en P3 sólo en el hemisferio superior, parecen indicar que los efectos de la señalización se ven modulados por las asimetrías entre los hemisferios visuales en los que se presenta el *target*.

4. La disposición horizontal de los estímulos permitió la observación conjunta del efecto Simon (respuestas más lentas en la condición E-R incompatible) y de la IOR espacial. Sin embargo, la ausencia de interacciones entre ambos efectos no permite concluir que la señalización espacial potencie el efecto Simon sobre los TR, tal y como se ha planteado previamente en la literatura científica. Por otra parte, aunque la compatibilidad E-R no afectó directamente al porcentaje de errores, éste fue mayor en la condición de incompatibilidad E-R cuando se señalaron conjuntamente la localización y el color del *target*, posiblemente debido a la interacción entre los códigos espaciales del *target* (irrelevante) y el de la mano de respuesta (asociado al color, relevante), que empeoraron la ejecución cuando las dimensiones asociadas a los mismos se repetían. Los resultados sobre los PE mostraron diferencias en las ondas N1 y P3 en función de la condición de señalización, como también sucedió en las tareas con disposición vertical (libres de los efectos de la incompatibilidad E-R). Cuando se señaló únicamente la dimensión espacial del *target*, se encontró una reducción de N1 independientemente de la condición de compatibilidad E-R, mientras que en las condiciones de señalización conjunta únicamente se encontró tal reducción en la condición E-R incompatible, lo que indica que en la condición compatible no existen diferencias en los procesos de discriminación del *target* si está señalizado su color, a pesar de la señalización espacial. Además, se observó una reducción de P3 ante la señalización del color en la condición E-R incompatible, posiblemente por una modulación relacionada con el efecto Simon en los procesos de vinculación de la evaluación del *target* con los de la selección de la respuesta adecuada. Dado que los resultados en las tareas verticales permiten descartar que exista una relación directa entre P3 y la IOR, las diferencias entre condiciones en la tarea horizontal pueden explicarse de nuevo por el efecto tanto de la señalización como de la compatibilidad-incompatibilidad de los códigos espaciales relativos a los estímulos y a la respuesta. Por último, la ausencia de ondas diferenciales podría indicar que la actividad reflejada en ellas, si bien parece constituir un correlato de la IOR, se ve afectada por la lateralización en la condición de presentación en el eje horizontal.



7 CONSIDERACIONES FINALES Y PROPUESTAS PARA FUTURAS INVESTIGACIONES

La discusión de los resultados de la presente tesis, además de las nuevas evidencias experimentales ofrecidas, ha generado nuevas cuestiones, cuyo abordaje implicará el empleo de nuevos análisis y diseños experimentales que traten de superar las limitaciones de este trabajo.

En primer lugar, la repetición de la localización ha producido unos efectos robustos de IOR espacial, pero los resultados de la repetición del color han arrojado resultados divergentes con respecto a otras investigaciones que indican que la señalización espacial no parece asociarse a la IOR. Las diferencias entre los efectos de ambos tipos de señalización han hecho que algunos autores demanden un acuerdo a la hora de definir el fenómeno, cuestionando si es posible, o cuando menos pertinente, agrupar bajo el título de IOR a cualquier enlentecimiento en los TR que acompañe a la repetición de una característica, sea o no espacial (Berlucchi, 2006; Dukewich, 2009; Duckewich y Klein, 2015; Lupiáñez, 2010). Partiendo de los resultados obtenidos, en los se ha comprobado que las mismas condiciones que han permitido observar una IOR espacial no han producido una IOR no espacial, podría considerarse que se trata de dos fenómenos separados, afectados por diferentes variables del diseño y con diferentes características (curso temporal, tamaño del efecto, etc.). A partir de esta observación, se deben tener en cuenta ciertas cuestiones a la hora de explorar la IOR no espacial, tales como si es posible considerar que en ambos fenómenos están involucrados los mismos mecanismos neurales, al menos en parte, o si por el contrario son totalmente diferentes, a pesar de la similitud que puedan guardar sus efectos sobre los TR. En este sentido, la ausencia de un efecto no espacial significativo en nuestros resultados no ha permitido explorar la relación que hay entre ambos. Actualmente dos líneas de investigación han generado resultados controvertidos sobre la relación entre los efectos de señalización espacial y no espacial: por un lado parece que se trata de fenómenos separados pero cuyo efecto es aditivo (véanse los resultados en Hu et al., 2011, 2013), mientras que desde otra aproximación se encuentra que son fenómenos separados pero con una relación de alternancia, esto es, la presencia de la IOR espacial implica que la IOR no espacial no se observe y viceversa (Chen et al., 2010).

Para conseguir dilucidar esta cuestión, será necesario, en primer lugar, definir qué tareas y qué características de diseño son capaces de replicar los efectos de la repetición no espacial que puedan indicar la existencia de IOR no espacial. Como se ha expuesto, nuestro diseño comparte ciertas características con otros trabajos previos en los que sí se ha observado un efecto de IOR no espacial. A pesar de ello, no hemos podido hallar este efecto en nuestros resultados. Es posible que el efecto no espacial sea más sensible a ciertas características de

tarea, por lo que sería necesario determinar cuáles son, con lo que se mejoraría la observación y replicación de este fenómeno, al tiempo que se reduciría la variabilidad en los resultados expuestos en la literatura. En este sentido, como punto de partida para futuros diseños, pueden tenerse en cuenta los parámetros señalados en Hu et al. (2011), que podrían ayudar a maximizar el efecto de la señalización no espacial. Entre ellos se encuentran la presentación central de los estímulos, los CTOA breves y el empleo del *cue-back*. Otra posibilidad es que la IOR no espacial sea un efecto sutil, que requiera para su observación de mayores tamaños de la muestra, adecuados al tamaño del efecto, del mismo modo que se expuso en la cuestión de la interacción de la IOR y el efecto Simon (Ivanoff et al., 2002).

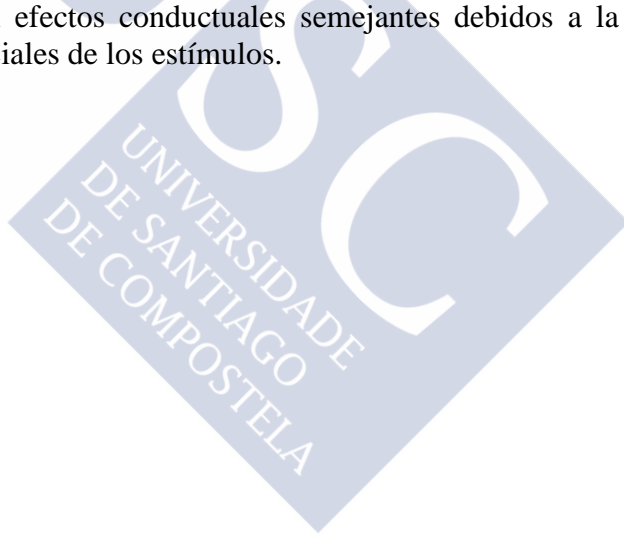
No obstante, una serie de tendencias no significativas observadas tanto en nuestros datos como en los de otras investigaciones, podrían ser útiles para dirigir los objetivos de próximos experimentos. En concreto, los resultados de Hu y Samuel (2011) y las tendencias en nuestros resultados con señalización conjunta podrían estar señalando que cuando se repite la localización y la característica no espacial de un *target* se pueden observar la suma de los efectos espacial y no espacial, si bien la ausencia de efectos significativos no permiten una conclusión en firme. En nuestro caso, en la tarea con un CTOA de 700 ms se observó una tendencia a la facilitación por parte de la repetición del color y una reducción del efecto de la IOR con la señalización conjunta. A raíz de este resultado, se podría trabajar sobre la hipótesis de que el resultado se debe a la coocurrencia de ambos efectos en esta condición de señalización, aún siendo prominente el efecto espacial en los resultados. De poder probarse este patrón, sería una evidencia de que los efectos de ambos tipos de señalización son independientes pero no excluyentes, mostrándose un patrón aditivo en los TR.

En cuanto a los efectos de la disposición de los estímulos observados en esta investigación, es necesario hacer hincapié en la necesidad de controlar esta variable experimentalmente, asegurando que no esté afectando a la observación de la IOR. Además, profundizar en los mecanismos neurales implicados en la interacción de la IOR tanto con el efecto Simon como con las asimetrías verticales del campo visual, permitirá acotar los objetivos de búsqueda en futuras investigaciones, siguiendo las sugerencias propuestas en investigaciones previas y los resultados sobre los PE explorados en el presente trabajo. Así, la vinculación de la IOR con estructuras que relacionan la red de orientación y la red ejecutiva (mayormente áreas frontales y parietales), o con estructuras cuya actividad implique la mediación entre la percepción, la atención y la respuesta, requerirá de más investigación en la que se combinen medidas conductuales con medidas neurofuncionales, en diseños que permitan examinar la IOR sin los efectos relacionados con procesos derivados de la disposición estimular.

La incorporación de la obtención y el análisis de los PE en el presente trabajo permitió ayudar a acotar los posibles correlatos neurales de la IOR. De acuerdo con la sugerencia reciente de Satel et al. (2014), las ondas diferenciales Nd y Pd han demostrado acompañar al efecto conductual de la IOR, como también observamos en nuestras tareas verticales, por lo que se sugiere que podrían ser un correlato de la IOR espacial. A pesar de ello, nuestros análisis no encontraron diferencias en la tarea con disposición horizontal, probablemente debido al diseño experimental empleado. La presentación sobre este eje horizontal parece requerir análisis que permitan observar diferencias debidas a la lateralización de los estímulos, debido a que las Nd encontradas en otros trabajos parecen ocurrir en electrodos ipsi- y contralaterales al *target* (por ejemplo en Satel et al., 2014). Un análisis que permita la observación de este tipo de patrones sobre nuestros datos, permitiría obtener nueva información sobre el efecto de la señalización en estas ondas sin necesidad de recoger nuevos datos experimentales. Esta nueva información permitirá valorar si los Nd/Pd son un correlato de la IOR espacial también en este tipo de tareas, considerando la interacción que la IOR

pueda tener con el efecto Simon. En este contexto, será posible observar variaciones debidas a la combinación de las condiciones de señalización y hemisferio visual que con los análisis empleados permanecen ocultas. Paralelamente, los PE obtenidos en la presente investigación pueden analizarse también centrados en la respuesta conductual de los sujetos (Amenedo et al., 2014; Prime y Ward, 2004, 2006) para ahondar en el conocimiento de los procesos de respuesta implicados, así como el análisis de nuestros datos en el dominio tiempo-frecuencia (Amenedo, Gutiérrez-Domínguez, Darriba y Pazo-Álvarez, *en prensa*), lo que amplía el horizonte de posibilidades y permite abordar los datos desde un análisis complementario.

Para finalizar, la discriminación entre los efectos espaciales y no espaciales mediante el análisis de sus correlatos neurocognitivos, que en ocasiones son recogidos bajo el epígrafe de IOR, permitirá una delimitación más precisa de la naturaleza de la IOR y de los mecanismos implicados. Para ello es necesario un diseño de tareas que permita, en primer lugar, obtener en el contexto experimental efectos medibles de la repetición de características no espaciales, su curso temporal y su posible interacción con la IOR espacial; en segundo lugar, profundizar en el análisis de las posibles interacciones con otros factores, como los relacionados con la disposición de los estímulos en el campo visual. De este modo, será posible desarrollar un diseño experimental que permita una observación de la IOR no contaminada por efectos ajenos a los propios efectos que la señalización produce que, a su vez, permitirá orientar de forma más precisa la búsqueda de los mecanismos neurales en los que se sustentan los efectos conductuales de la IOR. En este mismo sentido, la caracterización de la actividad de los PE asociada específicamente a los efectos de la señalización permitirá esclarecer la relación que guarda la IOR espacial con efectos conductuales semejantes debidos a la señalización de otras características no espaciales de los estímulos.





8 REFERENCIAS

- Amenedo, E., Gutiérrez-Domínguez, F.J., Darriba, Á. y Pazo-Álvarez, P. (2015). Spatial Inhibition of Return promotes changes in response-related mu and beta oscillatory patterns. *Neuroscience*. DOI: 10.1016/j.neuroscience.2015.09.072
- Amenedo, E., Gutiérrez-Domínguez, F.J., Mateos-Ruger, S.M. y Pazo-Álvarez, P. (2014). Stimulus-locked and response-locked ERP correlates of spatial inhibition of return (IOR) in old age. *Special Issue The Electrophysiology of Cognitive Aging. Journal of Psychophysiology*, 28(3), 105-123. DOI: 10.1027/0269-8803/a000119
- Amenedo, E., Pazo-Álvarez, P. y Cadaveira, P. (2007). Vertical asymmetries in pre-attentive detection of changes in motion direction. *International Journal of Psychophysiology*, 64 (2), 184-189. DOI: 10.1016/j.ijpsycho.2007.02.001
- Anderson, E.J. y Rees, G. (2011) Neural correlates of spatial orienting in the human superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 106 (5), 2273-2284. DOI: 10.1152/jn.00286.2011
- Asplund, C.L., Todd, J.J., Snyder, A.Z. y Marois, R. (2010). A central role for the lateral prefrontal cortex in goal-directed and stimulus-driven attention. *Nature Neuroscience*, 13 (4), 507-512. DOI: 10.1038/nn.2509
- Bartolomeo P, y Chokron S. (2002). Orienting of attention in left unilateral neglect. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 26 (2), 217-34. DOI: 10.1016/S0149-7634(01)00065-3
- Bennett, P.J. y Pratt, J. (2001). The spatial distribution of inhibition of return. *Psychological Science*, 12: 76-80. DOI: 10.1111/1467-9280.00313
- Berlucchi, G. (2006). Inhibition of return: A phenomenon in search of a mechanism and a better name. *Cognitive Neuropsychology*, 23:7, 1065-1074. DOI: 10.1080/02643290600588426
- Berlucchi, G., Chelazzi, L. y Tassinari, G. (2000). Volitional covert orienting to a peripheral cue does not suppress cue-induced inhibition of return. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(4): 648-663. DOI: 10.1162/089892900562408
- Berlucchi, G., Tassinari, G., Marzi, C.A. y Di Stefano, M. (1989). Spatial distribution of the inhibitory effect of peripheral non-informative cues on simple reaction time to non-fixated visual targets. *Neuropsychologia*, 27(2), 201-221. DOI: 10.1016/0028-3932(89)90172-3

- Bourgeois, A., Chica, A.B., Migliaccio, R., de Schotten, M.T. y Bartolomeo, P. (2012). Cortical control of inhibition of return: evidence from patients with inferior parietal damage and visual neglect. *Neuropsychologia*, 50, 800-809. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2012.01.014
- Bourgeois, A., Chica, A.B., Valero-Cabré, A. y Bartolomeo, P. (2013). Cortical control of inhibition of return: causal evidence for task-dependent modulations by dorsal and ventral parietal regions. *Cortex*, 49, 2229-2238. DOI: 10.1016/j.cortex.2012.10.017
- Cameron, E.L., Tai, J.C. y Carrasco, M., (2002). Covert attention affects the psychometric function of contrast sensitivity. *Visual Research*, 42, 949-967. DOI: 10.1016/S0042-6989(02)00039-1
- Carrasco, M., Ling, S. y Read, S. (2004). Attention alters appearance. *Nature Neuroscience*, 7, 308-313. DOI: 10.1038/nn1194
- Carrasco, M., Talgar, C.P. y Cameron, E.L. (2001). Characterizing visual performance fields: Effects of transient covert attention, spatial frequency, eccentricity, task, and set size. *Spatial Vision*, 15, 61-75. DOI: 10.1163/15685680152692015
- Carrasco, M., Williams, P.E. y Yeshurun, Y. (2002). Covert attention increases spatial resolution with or without masks: support for signal enhancement. *Journal of Vision*, 2, 467-479. DOI: 10.1167/2.6.4
- Cavanagh, P., He, S. e Intriligator, J. (1999). Attentional resolution: The grain and locus of visual awareness. En C. Taddei-Ferretti y C. Musio (Eds.), *Neuronal basis and psychological aspects of consciousness*, (pp. 41-52). Singapore: World Scientific.
- Cespón, J., Galdo-Álvarez, S. y Díaz, F. (2012). The Simon effect modulates N2cc and LRP but not the N2pc component. *International Journal of Psychophysiology*, 84(2), 120-129. DOI: 10.1016/j.ijpsycho.2012.01.019
- Chambers, K.W., McBeath, M.K., Schiano, D.J. y Metz, E.G. (1999). Tops are more salient than bottoms. *Perception & Psychophysics*, 61(4), 625-635. DOI: 10.3758/BF03205535
- Chen, Q., Fuentes, L.J. y Zhou, X. (2010). Biasing the organism for novelty: A pervasive property of the attention system. *Human Brain Mapping*, 31(8), 1146-1156. DOI: 10.1002/hbm.20924
- Chica, A.B. y Lupiáñez, J. (2004). Inhibición de retorno sin retorno de la atención. *Psicothema*, 16(2), 248-254.
- Chica, A.B. y Lupiáñez, J. (2009). Effects of endogenous and exogenous attention on visual processing: an inhibition of return study. *Brain Research*, 1278: 75-85. DOI: 10.1016/j.brainres.2009.04.011
- Chica, A.B., Bartolomeo, P. y Lupiáñez, J. (2013). Two cognitive and neural systems for endogenous and exogenous spatial attention. *Behavioural Brain Research*, 237: 107-123. DOI: 10.1016/j.bbr.2012.09.027
- Chica, A.B., Lupiáñez, J. y Bartolomeo, P. (2006). Dissociating inhibition of return from endogenous orienting of spatial attention: evidence from detection and discrimination tasks. *Cognitive Neuropsychology*, 23 (7), 1015-1034. DOI: 10.1080/02643290600588277

- Chica, A.B., Taylor, T.L., Lupiáñez, J. y Klein, R.M. (2010a). Two mechanisms underlying inhibition of return. *Experimental Brain Research*, 201(1), 25-35. DOI: 10.1007/s00221-009-2004-1
- Chica, A.B., Lasaponara, S., Lupiáñez, J., Doricchi, F., y Bartolomeo, P. (2010b). Exogenous attention can capture perceptual consciousness: ERP and behavioural evidence. *Neuroimage*, 51(3), 1205-1212. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2010.03.002
- Chica, A.B., Bartolomeo, P. y Valero-Cabré, A. (2011). Dorsal and ventral parietal contributions to spatial orienting in the human brain. *Journal of Neuroscience*, 31(22), 8143-9. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.5463-10.2010
- Corbetta, M., Patel, G. y Shulman, G.L. (2008). The reorienting system of the human brain: from environment to theory of mind. *Neuron*, 58(3), 306-324. DOI: 10.1016/j.neuron.2008.04.017
- Corbetta, M. y Shulman, G.L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(3), 201-215. DOI: 10.1038/nrn755
- Czigler, I., Balázs, L. y Pató, L.G. (2004). Visual change detection: event-related potentials are dependent on stimulus location in humans. *Neuroscience Letters*, 364(3), 149-153. DOI: 10.1016/j.neulet.2004.04.048
- Danckert, J. y Goodale, M.A. (2001). Superior performance for visually guided pointing in the lower visual field. *Experimental Brain Research*, 137, 303-308. DOI: 10.1007/s002210000653
- Danziger, S. y Kingstone, A. (1999). Unmasking the inhibition of return phenomenon. *Perception & Psychophysics*, 61(6), 1024-1037. DOI: 10.3758/BF03207610
- De Jong, R., Liang, C.C. y Lauber, E. (1994). Conditional and unconditional automaticity: a dual-process model of effects of spatial stimulus-response correspondence. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20(4), 731. DOI: 10.1037/0096-1523.20.4.731
- Desimone, R. y Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neuroscience*, 18(1), 193-222. DOI: 10.1146/annurev.ne.18.030195.001205
- Di Russo, F., Martínez, A. y Hillyard, S.A. (2003). Source analysis of event-related cortical activity during visuo-spatial attention. *Cerebral Cortex*, 13(5), 486-499. DOI: 10.1093/cercor/13.5.486
- Di Russo, Martínez, A., Sereno, M.I., Pitzalis, S. y Hillyard, S.A. (2002). Cortical Sources of the early components of the visual evoked potential. *Human Brain Mapping*, 15, 95-111. DOI: 10.1002/hbm.10010
- Di Russo, F., Spinelli, D. y Morrone, M.C. (2001). Automatic gain control contrast mechanisms are modulated by attention in humans: evidence from visual evoked potentials. *Vision Research*, 41(19), 2435-2447. DOI: 10.1016/S0042-6989(01)00134-1
- Di Russo, F., Stella, A., Spitoni, G., Strappini, F., Sdoia, S., Galati, G., Hillyard, S.A., Spinelli, D. y Pitzalis, S. (2012). Spatiotemporal brain mapping of spatial attention effects on pattern-reversal ERPs. *Human Brain Mapping*, 33(6), 1334-1351. DOI: 10.1002/hbm.21285

- Doallo, S., Lorenzo-Lopez, L., Vizoso, C., Holguín, S.R., Amenedo, E., Bara, S. y Cadaveira, F. (2004). The time course of the effects of central and peripheral cues on visual processing: an event-related potentials study. *Clinical Neurophysiology*, 115(1), 199-210. DOI: 10.1016/S1388-2457(03)00317-1
- Doallo, S., Lorenzo-Lopez, L., Vizoso, C., Holguín, S.R., Amenedo, E., Bará, S. y Cadaveira, F. (2005). Modulations of the visual N1 component of event-related potentials by central and peripheral cueing. *Clinical Neurophysiology*, 116(4), 807-820. DOI: 10.1016/j.clinph.2004.11.013
- Dodd, M.D. y Pratt, J. (2007). Rapid onset and long-term inhibition of return in the multiple cuing paradigm. *Psychological Research*, 71(5), 576-582. DOI: 10.1007/s00426-006-0048-4
- Dodd, M.D., Castel, A.D. y Pratt, J. (2003). Inhibition of return with rapid serial shifts of attention. Implications for memory and visual search. *Perception & Psychophysics*, 65(7), 1126-1135. DOI: 10.3758/BF03194839
- Donchin, E. (1981). Surprise!... surprise?. *Psychophysiology*, 18(5), 493-513. DOI: 10.1111/j.1469-8986.1981.tb01815.x
- Dorris, M.C., Klein, R.M., Everling, S. y Munoz D.P. (2002). Contribution of the primate superior colliculus to inhibition of return. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14, 1256-1263. DOI: 10.1162/089892902760807249
- Dosenbach, N.U., Fair, D.A., Cohen, A.L., Schlaggar, B.L. y Petersen, S.E. (2008). A dual-networks architecture of top-down control. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(3), 99-105. DOI: 10.1016/j.tics.2008.01.001
- Dukewich, K.R. (2009). Reconceptualizing inhibition of return as. *Psychonomic Bulletin & Review*, 16(2), 238-251. DOI: 10.3758/PBR.16.2.238
- Dukewich, K.R. y Klein, R.M. (2015). Inhibition of return: A phenomenon in search of a definition and a theoretical framework. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 1-12. DOI: 10.3758/s13414-015-0835-3
- Eimer, M. (1993). Effects of attention and stimulus probability on ERPs in a Go/Nogo task. *Biological Psychology*, 35(2), 123-138. DOI: 10.1016/0301-0511(93)90009-W
- Eimer, M. (1994). An ERP study on visual spatial priming with peripheral onsets. *Psychophysiology*, 31, 154-163. DOI: 10.1111/j.1469-8986.1994.tb01035.x
- Eimer, M. (1995). Event-related potential correlates of transient attention shifts to color and location. *Biological Psychology*, 41, 167-182. DOI: 10.1016/0301-0511(95)05139-2
- Eimer, M., Van Velzen, J., Gherri, E. y Press, C. (2006). Manual response preparation and saccade programming are linked to attention shifts: ERP evidence for covert attentional orienting and spatially specific modulations of visual processing. *Brain Research*, 1105(1), 7-19. DOI: 10.1016/j.brainres.2005.10.060
- Fecteau, J.H., Bell, A.H. y Munoz D.P. (2004). Neural correlates of the automatic and goal-driven biases in orienting spatial attention. *Journal of Neurophysiology*, 92, 1728-1737. DOI: 10.1152/jn.00184.2004

- Fecteau, J.H. y Munoz, D.P. (2005). Correlates of capture of attention and inhibition of return across stages of visual processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 1714–1727. DOI: 10.1162/089892905774589235
- Fioretto, M., Gandolfo, E., Orione, C., Fatone, M., Rela, S. y Sannita, W.G. (1995). Automatic perimetry and visual P300: Differences between upper and lower visual fields stimulation in healthy subjects. *Journal of Medical Engineering & Technology*, 19(2-3), 80-83. DOI: 10.3109/03091909509030280
- Folstein, J.R. y Van Petten, C. (2008). Influence of cognitive control and mismatch on the N2 component of the ERP: a review. *Psychophysiology*, 45(1), 152-170. DOI: 10.1111/j.1469-8986.2007.00602.x
- Fuchs, I. y Ansorge, U. (2012). Inhibition of return is no hallmark of exogenous capture by unconscious cues. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6. DOI: 10.3389/fnhum.2012.00030
- Fuentes, L.J., Vivas, A.B. y Humphreys, G.W. (1999). Inhibitory mechanisms of attentional networks: Spatial and semantic inhibitory processing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 25(4), 1114. DOI: 10.1037/0096-1523.25.4.1114
- Fuller, S., Rodríguez, R.Z. y Carrasco, M. (2008). Apparent contrast differs across the vertical meridian: visual and attentional factors. *Journal of Vision*, 8(1), 1–16. DOI: 10.1167/8.1.16
- Funes, M. J., Lupiáñez, J. y Milliken, B. (2005). The role of spatial attention and other processes on the magnitude and time course of cueing effects. *Cognitive Processing*, 6(2), 98-116. DOI: 10.1007/s10339-004-0038-7
- Gabay, S., Leibovich, T., Ben-Simon, A., Henik, A. y Segev, R. (2013). Inhibition of return in the archer fish. *Nature Communications*, 4, 1657. DOI: 10.1038/ncomms2644
- Gajewski, P.D. y Falkenstein, M. (2013). Effects of task complexity on ERP components in Go/Nogo tasks. *International Journal of Psychophysiology*, 87(3), 273-278. DOI: 10.1016/j.ijpsycho.2012.08.007
- Gajewski, P.D., Stoerig, P. y Falkenstein, M. (2008). ERP—correlates of response selection in a response conflict paradigm. *Brain Research*, 1189, 127-134. DOI: 10.1016/j.brainres.2007.10.076
- Gaymard, B., Lynch, J., Ploner, C.J., Condry, C. y Rivaud-Pénchoux, S. (2003). The parieto-collicular pathway: anatomical location and contribution to saccade generation. *European Journal of Neuroscience*, 17(7), 1518-1526. DOI: 10.1046/j.1460-9568.2003.02570.x
- Gazzaniga, M.S. y Ladavas, E. (1987). Disturbances in spatial attention following lesion or disconnection of the right parietal cortex. En M. Jeannerod (Ed.). *Neurphysiological and neuropsychological aspects of visual neglect*, vol. 45, (pp. 203-213). Amsterdam: Elsevier Science Publishing.
- Gunter, T. C., Wijers, A. A., Jackson, J. L. y Mulder, G. (1994). Visual spatial attention to stimuli presented on the vertical and horizontal meridian: an ERP study. *Psychophysiology*, 31(2), 140-153. DOI: 10.1111/j.1469-8986.1994.tb01034.x

- Gutiérrez-Domínguez, F.J., Pazo-Álvarez, P., Doallo, S., Fuentes, J.L., Lorenzo-López, L. y Amenedo, E. (2014). Vertical asymmetries and inhibition of return: effects of spatial and non-spatial cueing on behavior and visual ERPs. *International Journal of Psychophysiology*, 91(2), 121-131. DOI: 10.1016/j.ijpsycho.2013.12.004
- Grisson, S., Kessler, K., Paul, M.A., Jordan, H. y Tipper, S.P. (2005). Object-and location-based inhibition in goal directed action: Inhibition of return reveals behavioural and anatomical dissociations and interactions with memory processes. En Humphreys, G.W. and Riddoch, J. (eds.) *Attention in Action: Advances from Cognitive Neuroscience. Series: Advances in behavioural brain science*. Psychology Press, 171 - 207
- Groh, J.M. y Sparks, D.L. (1996). Saccades to somatosensory targets. III. Eye-position-dependent somatosensory activity in primate superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 75(1), 439-453.
- Handy, T.C., Jha, A.P., y Mangun, G.R. (1999). Promoting novelty in vision: Inhibition of return modulates perceptual-level processing. *Psychological Science*, 10(2), 157-161. DOI: 10.1111/1467-9280.00124
- He, S., Cavanagh, P. e Intriligator, J. (1996). Attentional resolution and the locus of visual awareness. *Nature*, 383(6598), 334-337. DOI: 10.1038/383334a0
- Heitz, R.P. (2014). The speed-accuracy tradeoff: history, physiology, methodology, and behavior. *Frontiers in Neuroscience*, 8, 150. DOI: 10.3389/fnins.2014.00150
- Hilchey, M.D., Ivanoff, J., Taylor, T.L. y Klein, R.M. (2011). Visualizing the temporal dynamics of spatial information processing responsible for the Simon effect and its amplification by inhibition of return. *Acta Psychologica*, 136(2), 235-244. DOI: 10.1016/j.actpsy.2010.09.003
- Hillyard, S.A., Vogel, E.K. y Luck, S.J. (1998). Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 353(1373), 1257-1270. DOI: 10.1098/rstb.1998.0281
- Hommel, B. (2011). The Simon effect as tool and heuristic. *Acta Psychologica*, 136(2), 189-202. DOI: 10.1016/j.actpsy.2010.04.011
- Hooge, I.Th.C., Over, E.A.B., van Wezel, R.J.A. y Frens, M.A. (2005). Inhibition of return is not a foraging facilitator in saccadic search and free viewing. *Vision Research*, 45(14), 1901-1908. DOI: 10.1016/j.visres.2005.01.030
- Hopf, J.M., Boelmans, K., Schoenfeld, M.A., Luck, S.J. y Heinze, H.J. (2004). Attention to features precedes attention to locations in visual search: Evidence from electromagnetic brain responses in humans. *The Journal of Neuroscience*, 24(8), 1822-1832. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.3564-03.2004
- Hopf, J.M., Luck, S.J., Girelli, M., Hagner, T., Mangun, G.R., Scheich, H. y Heinze, H.J. (2000). Neural sources of focused attention in visual search. *Cerebral Cortex*, 10(12), 1233-1241. DOI: 10.1093/cercor/10.12.1233
- Hopf, J.M., Vogel, E., Woodman, G., Heinze, H. J. y Luck, S.J. (2002). Localizing visual discrimination processes in time and space. *Journal of Neurophysiology*, 88(4), 2088-2095. DOI: 10.1152/jn.00860.2001.

- Hopfinger, J.B. y Mangun, G.R. (1998). Reflexive attention modulates processing of visual stimuli in human extrastriate cortex. *Psychological Science*, 9(6), 441-447. DOI: 10.1111/1467-9280.00083
- Hopfinger, J.B. y Mangun, G.R. (2001). Tracking the influence of reflexive attention on sensory and cognitive processing. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 1(1), 56-65. DOI: 10.3758/CABN.1.1.56
- Hu, F.K., Fan, Z., Samuel, A.G. y He, S. (2013). Effects of display complexity on location and feature inhibition. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 75(8), 1619-1632. DOI: 10.3758/s13414-013-0509-y
- Hu, F.K. y Samuel, A.G. (2011). Facilitation versus inhibition in non-spatial attribute discrimination tasks. *Attention, Perception & Psychophysics*, 73, 784-796. DOI: 10.3758/s13414-010-0061-y
- Hu, F.K., Samuel, A.G. y Chan, A.S. (2011). Eliminating inhibition of return by changing salient nonspatial attributes in a complex environment. *Journal of Experimental Psychology: General*, 140(1), 35. DOI: 10.1037/a0021091
- Hu, F.K., Fan, Z., Samuel, A.G. y He, S. (2013). Effects of display complexity on location and feature inhibition. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 75(8), 1619-1632. DOI: 10.3758/s13414-013-0509-y
- Hu, F.K., Zhan, J., Li, B., He, S. y Samuel, A.G. (2014). Multiple cueing dissociates location- and feature-based repetition effects. *Vision Research*, 101, 73-81. DOI: 10.1016/j.visres.2014.05.009
- Ignashchenkova, A., Dicke, P.W., Haarmeier, T. y Thier, P. (2004). Neuron-specific contribution of the superior colliculus to overt and covert shifts of attention. *Nature Neuroscience*, 7(1), 56-64. DOI: 10.1038/nn1169
- Itti, L. y Koch, C. (2001). Computational modelling of visual attention. *Nature Review Neuroscience*, 2: 194-203. DOI: 10.1038/35058500
- Ivanoff, J. y Klein, R.M. (2001). The presence of a nonresponding effector increases inhibition of return. *Psychonomic Bulletin & Review*, 8(2), 307-314. DOI: 10.3758/BF03196166
- Ivanoff, J., Klein, R.M. y Lupiáñez, J. (2002). Inhibition of return interacts with the Simon effect: An omnibus analysis and its implications. *Perception & Psychophysics*, 64(2): 318-327. DOI: 10.3758/BF03195794
- Ivanoff, J. y Klein, R.M. (2004). Stimulus-response probability and inhibition of return. *Psychonomic Bulletin & Review*, 11(3), 542-550. DOI: 10.3758/BF03196608
- Ivanoff, J. y Klein, R.M. (2006). Inhibition of return: Sensitivity and criterion as a function of response time. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 32(4), 908. DOI: 10.1037/0096-1523.32.4.908
- Kahneman, D., Treisman, A. y Gibbs, B.J. (1992). The reviewing of object files: object-specific integration of information. *Cognitive Psychology*, 24: 175-219. DOI: 10.1016/0010-0285(92)90007-O
- Karim, A.R. y Kojima, H. (2010). The what and why of perceptual asymmetries in the visual domain. *Advances in Cognitive Psychology*, 6, 103. DOI: 10.2478/v10053-008-0080-6

- Kelley, T.A., Serences, J.T., Giesbrecht, B. y Yantins, S. (2008). Cortical mechanisms for shifting and holding visuospatial attention. *Cerebral Cortex*, 18(1), 114-125. DOI: 10.1093/cercor/bhm036
- Kingstone, A. y Pratt, J. (1999). Inhibition of return is composed of attentional and oculomotor processes. *Perception & Psychophysics*, 61(6), 1046-1054. DOI: 10.3758/BF03207612
- Klein, R.M. (1988). Inhibitory tagging system facilitates visual search. *Nature*, 334(6181), 430-431. DOI: 10.1038/334430a0
- Klein, R.M. (2000). Inhibition of return. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(4), 138-147. DOI: 10.1016/S1364-6613(00)01452-2
- Klein, R.M. (2004). Orienting and Inhibition of Return.. En Gazzaniga, Michael S. (Ed), (2004). *The Cognitive Neurosciences* (3rd ed.), (pp. 545-559). Cambridge, MA, US: MIT Press, xiv, 1385 pp.
- Klein, R.M., Christie, J. y Morris, E. P. (2005). Vector averaging of inhibition of return. *Psychonomic Bulletin & Review*, 12(2), 295-300. DOI: 10.3758/BF03196375
- Klein, R.M., & Ivanoff, J. (2011). The components of visual attention and the ubiquitous Simon effect. *Acta Psychologica*, 136(2), 225-234. DOI: 10.1016/j.actpsy.2010.08.003
- Klein, R.M. y MacInnes, J.W. (1999). Inhibition of return is a foraging facilitator in visual search. *Psychological Science*, 10 (4) (1999), pp. 346-352. DOI: 10.1111/1467-9280.00166
- Klein, R.M. y Taylor T.L. (1994). Categories of cognitive inhibition with reference to attention D. Dagenbach, T.H. Carr (Eds.), *Inhibitory Processes in Attention, Memory & Language* (pp. 113-150). Academic Press, New York (1994).
- Kornblum, S., Hasbroucq, T. y Osman, A. (1990). Dimensional overlap: cognitive basis for stimulus-response compatibility--a model and taxonomy. *Psychological Review*, 97(2), 253. DOI: 10.1037/0033-295X.97.2.253
- Kwak, H.-W. y Egeth, H.E. (1992). Consequences of allocating attention to locations and to other attributes. *Perception & Psychophysics*, 51, 455-464. DOI: 10.3758/BF03211641
- Langley, L.K., Fuentes, L.J, Hochhalter, A.K., Brandt, J. y Overmeir, J.B. (2001). Inhibition of return in aging and Alzheimer's disease: performance as a function of task demands and stimulus timing. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 23(4), 431-446. DOI: 10.1076/jcen.23.4.431.1235
- Langley, L.K., Fuentes, L.J., Vivas, A.B. y Saville, A.L. (2007). Aging and temporal patterns of inhibition of return. *Journal of Gerontology*, 62b(2): 71-77. DOI: 10.1093/geronb/62.2.P71
- Law, M.B., Pratt, J. y Abrams, R.A. (1995). Color-based inhibition of return. *Perception & Psychophysics*, 57(3), 402-408. DOI: 10.3758/BF03213064
- Lepsien, J. y Pollmann, S. (2002). Covert Reorienting and inhibition of return: an event-related fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14(2), 127-144. DOI: 10.1162/089892902317236795
- Levine, M.W. y McAnany, J.J. (2005). The relative capabilities of the upper and lower visual hemifields. *Vision Research*, 45, 2820-2830. DOI: 10.1016/j.visres.2005.04.001

- Leuthold, H. (2011). The Simon effect in cognitive electrophysiology: a short review. *Acta Psychologica*, 136(2), 203-211. DOI: 10.1016/j.actpsy.2010.08.001
- Liu, T.S., Slotnick, S.D., Serences, J.T. y Yantis, S. (2003). Cortical mechanisms of feature-based attentional control. *Cerebral Cortex*, 13(12), 1334-43. DOI: 10.1093/cercor/bhg080
- Liu, J.V., Ashida, H., Smith, A.T. y Wandell, B.A. (2006). Assessment of stimulus-induced changes in human V1 visual field maps. *Journal of Neurophysiology*, 96(6), 3398-3408. DOI: 10.1152/jn.00556.2006
- Lloyd, R.E. (2005). Attention on maps. *Cartografic Perspectives*, 52: 28-52. DOI: 10.14714/CP52.377
- Luck, S.J., Heinze, H.J., Mangun, G.R. y Hillyard, S.A. (1990). Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. II. Functional dissociation of P1 and N1 components. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 75(6), 528-542. DOI: 10.1016/0013-4694(90)90139-B
- Luck, S.J. y Hillyard, S.A. (1994). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology*, 31(3), 291-308. DOI: 10.1111/j.1469-8986.1994.tb02218.x
- Luck, S.J., Woodman, G.F. y Vogel, E.K. (2000). Event-related potential studies of attention. *Trends in Cognitive Neurosciences*, 4(11), 432-440. DOI: 10.1016/S1364-6613(00)01545-X
- Lupiáñez, J. (2010). Inhibition of Return. In A. C. Nobre y J. T. Coull (Eds.), *Attention and Time* (pp. 17-34). Oxford: Oxford University Press.
- Lupiáñez, J., Decaix, C., Siéoff, E., Chokron, S., Milliken, B. y Bartolomeo, P. (2004). Independent effects of endogenous and exogenous spatial cueing: inhibition of return at endogenously attended target locations. *Experimental Brain Research*, 159: 447-457. DOI: 10.1007/s00221-004-1963-5
- Lupiáñez, J., Klein, R.M. y Bartolomeo, P. (2006). Inhibition of return: Twenty years after. *Cognitive Neuropsychology*, 23(7), 1003-1014. DOI: 10.1080/02643290600588095
- Lupiáñez, J., Martín-Arévalo, E. y Chica, A.B. (2013). Is Inhibition of Return due to attentional disengagement or to a detection cost? The Detection Cost Theory of IOR. *Psicológica*, 34(2), 221-252.
- Lupiáñez, J., Milán, E.G., Tornay, F.J., Madrid, E. y Tudela, P. (1997). Does IOR occur in discrimination tasks? Yes, it does, but later. *Perception & Psychophysics*, 59(8), 1241-1254. DOI: 10.3758/BF03214211
- Luthold, H. (2011). The Simon effect in cognitive electrophysiology: A short review. *Acta Psychologica*, 136, 203-211. DOI: 10.1016/j.actpsy.2010.08.001
- Mangun, G.R. (1995). Neural mechanisms of visual selective attention. *Psychophysiology*, 32, 4-18. DOI: 10.1111/j.1469-8986.1995.tb03400.x
- Mangun, G.R. y Hillyard, S.A. (1991). Modulations of sensory-evoked brain potentials indicate changes in perceptual processing during visual-spatial priming. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 17(4), 1057. DOI: 10.1037/0096-1523.17.4.1057

- Mangun, G.R., Hopfinger, J.B., Kussmaul, C.L., Fletcher, E.M. y Heinze, H.J. (1997). Covariations in ERP and PET measures of spatial selective attention in human extrastriate visual cortex. *Human Brain Mapping*, 5(4), 273-279. DOI: 10.1002/(SICI)1097-0193(1997)5:4<273::AID-HBM12>3.0.CO;2-F
- Martín-Arévalo, E., Chica, A.B. y Lupiáñez, J. (2014). Electrophysiological modulations of exogenous attention by intervening events. *Brain and Cognition*, 85, 239-250. DOI: 10.1016/j.bandc.2013.12.012
- Martinez, A., Anllo-Vento, L., Sereno, M.I., Frank, L.R., Buxton, R.B., Dubowitz, D.J., Wong, E.C., Hinrichs, H., Heinze, H.J. y Hillyard, S.A. (1999). Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. *Nature Neuroscience*, 2(4), 364-369. DOI: 10.1038/7274
- Maunsell, J.H. y Newsome, W.T. (1987). Visual processing in monkey extrastriate cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 10, 363-401. DOI: 10.1146/annurev.ne.10.030187.002051
- Mayer, A.R., Seidenberg, M., Dorflinger, J.M., y Rao, S.M. (2004). An event-related fMRI study of exogenous orienting: Supporting evidence for the cortical basis of inhibition of return? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16, 1262-1271. DOI: 10.1162/0898929041920531
- Maylor, E.A. (1985). Facilitatory and inhibitory components of orienting in visual space. En M.I. Posner y O.S. Marin (Eds.), *Attention and performance XI* (pp. 189-204). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Maylor, E.A. y Hockey, R. (1985). Inhibitory component of externally controlled covert orienting in visual space. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 11: 777-787. DOI: 10.1037/0096-1523.11.6.777
- Maylor, E. A. y Hockey, R. (1987). Effects of repetition on the facilitatory and inhibitory components of orienting in visual space. *Neuropsychologia*, 25(1), 41-54. DOI: 10.1016/0028-3932(87)90042-X
- McAnany, J.J. y Levine, M.W. (2007). Magnocellular and parvocellular visual pathway contributions to visual field anisotropies. *Vision Research*, 47, 2327-2336. DOI: 10.1016/j.visres.2007.05.013
- McBride, S., Huelse, M. y Lee, M. (2013). Identifying the computational requirements of an integrated top-down-bottom-up model for over visual attention within an active vision System. *PLoS One*, 8(2), e54585. DOI: 10.1371/journal.pone.0054585
- McDonald, J.J., Ward, L.M. y Kiehl, K.A. (1999). An event-related brain potential study of inhibition of return. *Perception & Psychophysics*, 61(7), 1411-1423. DOI: 10.3758/BF03206190
- McDonald, J.J., Hickey, C., Green, J.J. y Whitman, J.C. (2009). Inhibition of return in the covert deployment of attention: Evidence from human electrophysiology. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21(4), 725-733. DOI: 10.1162/jocn.2009.21042
- Miller, E.K. y Cohen, J.D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience*, 24(1), 167-202. DOI: 10.1146/annurev.neuro.24.1.167
- Morgan, H.M. y Tipper, S.P. (2007). Shape specific inhibition of return. *European Journal of Cognitive Psychology*, 19(3):321-334. DOI: 10.1080/09541440600854082

- Müller, N.G. y Kleinschmidt, A. (2007). Temporal dynamics of the attentional spotlight: neuronal correlates of attentional capture and inhibition of return in early visual cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(4), 587-593. DOI:10.1162/jocn.2007.19.4.587
- Mushquash, A.R., Fawcett, J.M. y Klein, R.M. (2012). Inhibition of return and schizophrenia: a meta-analysis. *Schizophrenia Research*, 135, 55-61. DOI: 10.1016/j.schres.2011.11.034
- Näätänen, R. (1982). Processing negativity: An evoked-potential reflection. *Psychological Bulletin*, 92(3), 605. DOI: 10.1037/0033-2909.92.3.605
- Nicoletti, R. y Umiltá, C. (1989). Splitting visual space with attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 15(1), 164. DOI: 10.1037/0096-1523.15.1.164
- Pastötter, B., Hanslmayr, S. y Bäuml, K.H. (2008). Inhibition of return arises from inhibition of response processes: an analysis of oscillatory beta activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(1), 65-75. DOI: 10.1162/jocn.2008.20010
- Petersen, S.E. y Posner, M.I. (2012). The attention system of the human brain: 20 years after. *Annual Review of Neuroscience*, 35, 73. DOI: 10.1146/annurev-neuro-062111-150525
- Polich, J. (2007). Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b. *Clinical Neurophysiology*, 118, 2128-2148. DOI:10.1016/j.clinph.2007.04.019
- Portin, K., Vanni, S., Virsu, V. y Hari, R. (1999). Stronger occipital cortical activation to lower than upper visual field stimuli. Neuromagnetic recordings. *Experimental Brain Research*, 124, 287-294. DOI: 10.1007/s002210050625
- Posner, M.I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32(1): 3-25. DOI: 10.1080/00335558008248231
- Posner M.I. y Cohen Y. (1984). Components of visual orienting. In: Bouma H, Bouwhuis DG (eds) *Attention and performance: control of language processes*, vol 10 (pp 531-556). Erlbaum, Hillsdale, NJ.
- Posner, M.I., Rafal, R.D., Choate, L.S. y Vaughan, J. (1985). Inhibition of return: Neural basis and function. *Cognitive Neuropsychology*, 2(3), 211-228. DOI: 10.1080/02643298508252866
- Posner, M.I. y Petersen, S.E. (1990). The attention system of the human brain. *Annual Review of Neuroscience*, 13:25-42. DOI: 10.1146/annurev.ne.13.030190.000325
- Posner, M.I., Walker, J.A., Friedrich, F.A. y Rafal, R.D. (1987). How do the parietal lobes direct covert attention?. *Neuropsychologia*, 25(1), 135-145. DOI: 10.1016/0028-3932(87)90049-2
- Potts, G.F. (2004). An ERP index of task relevance evaluation of visual stimuli. *Brain and Cognition*, 56(1), 5-13. DOI: 10.1016/j.bandc.2004.03.006
- Potts, G.F. y Tucker, D.M. (2001). Frontal evaluation and posterior representation in target detection. *Cognitive Brain Research*, 11(1), 147-156. DOI: 10.1016/S0926-6410(00)00075-6
- Pratt, J. (1995). Inhibition of return in a discrimination task. *Psychonomic Bulletin & Review*, 2(1), 117-120. DOI: 10.3758/BF03214416

- Pratt, J. y Castel, A.D. (2001). Responding to feature or location: a re-examination of inhibition of return and facilitation of return. *Vision Research*, 41(28), 2903-3908. doi: 10.1016/S0042-6989(01)00238-3
- Pratt, J., Spalek, T.M. y Bradshaw, F. (1999). The time to detect targets at inhibited and noninhibited locations: Preliminary evidence for attentional momentum. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 25(3), 730-746. DOI: 10.1037/0096-1523.25.3.730
- Previc, F.H. y Blume, J.L. (1993). Visual search asymmetries in three-dimensional space. *Vision Research*, 33(18), 2697-2704. DOI: 10.1016/0042-6989(93)90229-P
- Prime, D.J. y Jolicoeur, P. (2009a). Response-selection conflict contributes to inhibition of return. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21(5), 991-999. DOI: 10.1111/j.1469-8986.2009.00858.x
- Prime, D.J. y Jolicoeur, P. (2009b). On the relationship between occipital cortex activity and inhibition of return. *Psychophysiology*, 46, 1278-1287. DOI: 10.1111/j.1469-8986.2009.00858.x
- Prime, D.J. y Ward, L.M. (2004). Inhibition of return from stimulus to response. *Psychological Science*, 15(4), 272-276. DOI: 10.1111/j.0956-7976.2004.00665.x
- Prime, D.J. y Ward, L.M. (2006). Cortical expressions of inhibition of return. *Brain Research*, 1072(1), 161-174. DOI: 10.1016/j.brainres.2005.11.081
- Prime, D.J., Visser, T.A.W. y Ward, L.M. (2006). Reorienting attention and inhibition of return. *Perception & Psychophysics*, 68(8), 1310-1323. DOI: 10.3758/BF03193730
- Qu, Z., Song, Y. y Ding, Y. (2006). Asymmetry between the upper and lower visual fields: an event-related potential study. *Chinese Science Bulletin*, 51(5), 536-54. DOI: 10.1007/s11434-006-0536-3
- Raymond, J.E. (1994). Directional anisotropy of motion sensitivity across the visual field. *Vision Research*, 34(8), 1029-1037. DOI: 10.1016/0042-6989(94)90007-8
- Redden, R.S., Hilchey, M.D. y Klein, R.M. (2014). When caused by and eye movement inhibition of return's effect is post-perceptual: evidence from SAT functions. *Journal of Vision*, 14(10), article 1206. DOI: 10.1167/14.10.1206
- Reuter-Lorenz, P.A. y Rosenquist, J.N. (1996). Auditory cues and inhibition of return: the importance of oculomotor activation. *Experimental Brain Research*, 112(1), 119-126. DOI: 10.1007/BF00227185
- Rezec, A.A. y Dobkins, K.R. (2004). Attentional weighting: A possible account of visual field asymmetries in visual search? *Spatial Vision*, 17(4), 269-294. DOI: 10.1163/1568568041920203
- Riddoch J.M., Chechlacz M., Mevorach C., Mavritsaki E., Allen H., y Humphreys G.W. (2010). The neural mechanisms of visual selection: the view from neuropsychology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1191(1), 156-181. DOI: 10.1111/j.1749-6632.2010.05448.x
- Riggio, L., Patteri, I. y Umiltà, C. (2004). Location and shape in inhibition of return. *Psychological Research*, 68(1), 41-54. DOI: 10.1007/s00426-003-0136-7

- Ro, T., Farnè, A. y Chang, E. (2003). Inhibition of return and the human frontal eye fields. *Experimental Brain Research*, 150(3), 290-296. DOI: 10.1007/s00221-003-1470-0
- Roe, A.W., Chelazzi, L., Connor, C.E., Conway, B.R., Fujita, I., Gallant, J.L., Lu, H. y Vanduffel, W. (2012). Toward a unified theory of visual area V4. *Neuron*, 74(1), 12-29. DOI: 10.1016/j.neuron.2012.03.011
- Rosen, A.C., Rao, S.M., Caffarra, P., Scaglioni, A., Bobholz, J.A., Woodley, S.J., Hammeke, T.A., Cunningham, J.M., Prieto, T.E. y Binder, J.R. (1999). Neural basis of endogenous and exogenous spatial orienting: A functional MRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11(2), 135-152. DOI: 10.1162/089892999563283
- Samuel, A.G. y Kat, D. (2003). Inhibition of return: A graphical meta-analysis of its time course and an empirical test of its temporal and spatial properties. *Psychonomic Bulletin & Review*, 10(4), 897-906. DOI: 10.3758/BF03196550
- Sapir, A., Hayes, A., Henik, A., Danziger, S. y Rafal, R. (2004). Parietal lobe lesions disrupt saccadic remapping of inhibitory location tagging. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(4), 503-509. DOI: 10.1162/089892904323057245
- Sapir A., Soroker N., Berger A. y Henik A. (1999). Inhibition of return in spatial attention: direct evidence for collicular generation. *Nature Neuroscience*, 2, 1053–1054.
- Satel, J., Hilchey, M.D., Wang, Z., Story, R. y Klein, R.M. (2013). The effects of ignored versus foveated cues upon inhibition of return: An event-related potential study. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 75(1), 29-40. DOI: 10.3758/s13414-012-0381-1
- Satel, J., Hilchey, M.D., Wang, Z., Reiss, C.S. y Klein, R.M. (2014). In search of a reliable electrophysiological marker of oculomotor inhibition of return. *Psychophysiology*, 51(10), 1037-1045. DOI: 10.1111/psyp.12245
- Satel, J., Wang, Z., Hilchey, M.D. y Klein, R.M. (2012). Examining the dissociation of retinotopic and spatiotopic inhibition of return with event-related potentials. *Neuroscience Letters*, 524(1), 40-44. DOI: 10.1016/j.neulet.2012.07.003
- Schiff, S., Bardi, L., Massironi, M., Basso, D. y Mapelli, D. (2008). The role of posterior parietal cortex in the Simon effect: a TMS study. *Brain Stimulation*, 1, 306-307. DOI: 10.1016/j.brs.2008.06.207
- Schmidt W.C. (1996). 'Inhibition of return' without visual input. *Neuropsychologia*, 34, 943–952. DOI: 10.1016/0028-3932(96)00015-2
- Serences, J.T., Schwarzbach, J., Courtney, S.M., Golay, X. y Yantis, S. (2004). Control of objectbased attention in human cortex. *Cerebral Cortex*, 14(12):1346–57. DOI: 10.1093/cercor/bhh095
- Shipp, S. (2004). The brain circuitry of attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(5), 223-230. DOI: 10.1016/j.tics.2004.03.004
- Simon, J.R. (1969). Reactions toward the source of stimulation. *Journal of Experimental Psychology*, 81(1), 174-176. DOI: 10.1037/h0027448

- Simon, J.R. y Rudell, A.P. (1967). Auditory SR compatibility: the effect of an irrelevant cue on information processing. *Journal of Applied Psychology*, 51(3), 300. DOI: 10.1037/h0020586
- Shomstein, S. y Yantis, S. (2004). Control of attention shifts between vision and audition in human cortex. *Journal of Neuroscience*, 24(47), 10702–10706. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.2939-04.2004
- Smith, T.J. y Henderson, J.M. (2011). Does oculomotor inhibition of return influence fixation probability during scene search?. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 73(8), 2384–2398. DOI: 10.3758/s13414-011-0191-x
- Snyder, J.J., Schmidt, W.C. y Kingstone, A. (2001). Attentional momentum does not underlie the inhibition of return effect. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 27(6), 1420–1432. DOI: 10.1037/0096-1523.27.6.1420
- Snyder, J.J., Schmidt, W.C. y Kingstone, A. (2009). There is little return for attentional momentum. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 35(6), 1726–1737. DOI: 10.1037/a0016885
- Spalek, T.M. y Hammad, S. (2004). Supporting the attentional momentum view of IOR: Is attention biased to go right? *Perception and Psychophysics*, 66(2), 219–233. DOI: 10.3758/BF03194874
- Spence, C., Lloyd, D., McGlone, F., Nicholls, M.E. y Driver, J. (2000). Inhibition of return is supramodal: a demonstration between all possible pairings of vision, touch, and audition. *Experimental Brain Research*, 134(1), 42–48. DOI: 10.1007/s002210000442
- Steiner, G.Z., Barry, R.J. y Gonsalvez, C.J. (2014). Stimulus-to-matching-stimulus interval influences N1, P2, and P3b in an equiprobable Go/NoGo task. *International Journal of Psychophysiology*, 94(1), 59–68. DOI: 10.1016/j.ijpsycho.2014.07.003
- Sumner, P., Nachev, P., Vora, N., Husain, M. y Kennard, C. (2004). Distinct cortical and collicular mechanisms of inhibition of return revealed with S cone stimuli. *Current Biology*, 14(24), 2259–2263. DOI: 10.1016/j.cub.2004.12.021
- Swets, J.A. (1996). *Signal detection theory and ROC analysis in Psychology and diagnostics*. Mahwah (New Jersey): Lawrence Erlbaum Associates.
- Tan, J., Zhao, Y., Wu, S., Wang, L., Hitchman, G., Tian, X., Li, M., Hu, L. y Chen, A. (2014). The temporal dynamics of visual working memory guidance of selective attention. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 8 (article 345), 1–12. DOI: 10.3389/fnbeh.2014.00345
- Tanaka, Y. y Shimojo, S. (1996). Location vs feature: Reaction time reveals dissociation between two visual functions. *Vision Research*, 14(36): 2125–2140. DOI: 10.1016/0042-6989(95)00272-3
- Tassinari G. y Campara D. (1996). Consequences of covert orienting to non-informative stimuli of different modalities: a unitary mechanism? *Neuropsychologia*, 34:235–245. DOI: 10.1016/0028-3932(95)00085-2
- Taylor, T.L. y Klein, R.M. (1998). Inhibition of return to color: A replication and nonextension of Law, Pratt, and Abrams (1995). *Perception & Psychophysics*, 60(8), 1452–1456. DOI: 10.3758/BF03208005

- Taylor, T.L. y Klein, R.M. (2000). Visual and motor effects in inhibition of return. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*, 26, 1639-1656. DOI: 10.1037/0096-1523.26.5.1639
- Taylor, T.L. y Therrien, M.E. (2008). Inhibition of return for the discrimination of faces. *Perception & Psychophysics*, 70(2), 279-290. DOI: 10.3758/PP.70.2.279
- Tian, Y. y Yao, D. (2008). A study on the neural mechanism of inhibition of return by the event-related potential in the Go/Nogo task. *Biological Psychology*, 79(2), 171-178. DOI: 10.1016/j.biopsycho.2008.04.006
- Tian, Y., Chica, A.B., Xu, P. y Yao, D. (2011a). Differential consequences of orienting attention in parallel and serial search: an ERP study. *Brain Research*, 1391, 81-92. DOI: 10.1016/j.brainres.2011.03.062
- Tian, Y., Klein, R.M., Satel, J., Xu, P. y Yao, D. (2011b). Electrophysiological explorations of the cause and effect of inhibition of return in a cue-target paradigm. *Brain Topography*, 24(2), 164-182. DOI: 10.1007/s10548-011-0172-3
- Tian, Y., Liang, S. y Yao, D. (2014). Attentional orienting and response inhibition: insights from spatio-temporal neuroimaging. *Neuroscience Bulletin*, 30(1): 141-152. DOI: 10.1007/s12264-013-1372-5.
- Tipper, S.P., Driver, J. y Weaver, B. (1991). Short report: Object-centred inhibition of return of visual attention. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A: Human Experimental Psychology*, 43:2, 289-298. DOI: 10.1080/14640749108400971
- Tipper, S.P., Jordan, H. y Weavert, B. (1999). Scene-based and object-centered inhibition of return: Evidence for dual orienting mechanisms. *Perception & Psychophysics*, 61(1), 50-60. DOI: 10.3758/BF03211948
- Valle-Inclán, F. (1996). The locus of interference in the Simon effect: an ERP study. *Biological Psychology*, 43(2), 147-162. DOI: 10.1016/0301-0511(95)05181-3
- Van der Lubbe, R.H., Vogel, R.O. y Postma, A. (2005). Different effects of exogenous cues in a visual detection and discrimination task: delayed attention withdrawal and/or speeded motor inhibition? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(12), 1829-1840. DOI: 10.1162/089892905775008634
- Verleger, R., Jaśkowski, P. y Wascher, E. (2005). Evidence for an integrative role of P3b in linking reaction to perception. *Journal of Psychophysiology*, 19(3), 165-181. DOI: 10.1027/0269-8803.19.3.165
- Vivas, A.B., Humphreys, G.W. y Fuentes, L.J. (2008). Object-based inhibition of return in patients with posterior parietal damage. *Neuropsychology*, 22(2), 169. DOI: 10.1037/0894-4105.22.2.169
- Vogel, E.K. y Luck, S.J. (2000). The visual N1 component as an index of adiscrimination process. *Psychophysiology*, 37(2), 190-203. DOI: 10.1111/1469-8986.3720190
- Vossel, S., Geng, J.J. y Fink, G.R. (2014). Dorsal and Ventral Attention Systems Distinct Neural Circuits but Collaborative Roles. *The Neuroscientist*, 20(2), 150-159. DOI: 10.1177/1073858413494269

- Wang, P., Fuentes, L.J., Vivas, A.B. y Chen, Q. (2013). Behavioral and neural interaction between inhibition of return and the simon effect. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 572. DOI: 10.3389/fnhum.2013.00572
- Wang, Z. y Klein, R.M. (2010). Searching for inhibition of return in visual search: A review. *Vision research*, 50(2), 220-228. DOI: 10.1016/j.visres.2009.11.013
- Wang, Z., Satel, J. y Klein, R.M. (2012). Sensory and motor mechanisms of oculomotor inhibition of return. *Experimental Brain Research*, 218(3), 441-453. DOI: 10.1007/s00221-012-3033-8
- Wang, L., Yue, Z. y Chen, Q. (2012). Cross-modal nonspatial repetition inhibition. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 74(5), 867-878. DOI: 10.3758/s13414-012-0289-9
- Wascher, E., Hoffmann, S., Sängers, J. y Grosjean, M. (2009). Visuo-spatial processing and the N1 component of the ERP. *Psychophysiology*, 46(6), 1270-1277. DOI: 10.1111/j.1469-8986.2009.00874.x
- Wascher, E., y Tipper, S.P. (2004). Revealing effects of noninformative spatial cues: An EEG study of inhibition of return. *Psychophysiology*, 41(5), 716-728. DOI: 10.1111/j.1469-8986.2004.00198.x
- Wascher, E., Schneider, D. y Hoffmann, S. (2015). Does response selection contribute to inhibition of return?. *Psychophysiology*, 52(7), 942-950. DOI: 10.1111/psyp.12420
- Woodman, G.F. y Luck, S.J. (1999). Electrophysiological measurement of rapid shifts of attention during visual search. *Nature*, 400(6747), 867-869. DOI: 10.1038/23698
- Yang, D., Yao, S., Ding, C., Qi, S. y Lei, Y. (2012). Electrophysiological evidence for inhibition of return effect in exogenous orienting. *Experimental Brain Research*, 221(3), 279-285. DOI: 10.1007/s00221-012-3170-0
- Yantis, S., Schwarzbach, J., Serences, J.T., Carlson, R.L., Steinmetz, M.A., Pekar J.J. y Courtney, S.M. (2002) Transient neural activity in human parietal cortex during spatial attention shifts. *Nature Neuroscience*, 5(10), 995–1002. DOI: 10.1038/nn921
- Zhang, Y., Zhou, X. y Zhang, M. (2012). Temporary inhibitory tagging at previously attended locations: Evidence from event-related potentials. *Psychophysiology*, 49(9), 1191-1199. DOI: 10.1111/j.1469-8986.2012.01412.x
- Zhou, X. y Chen, Q. (2008). Neural correlates of spatial and non-spatial inhibition of return (IOR) in attentional orienting. *Neuropsychologia*, 46(11), 2766-2775. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2008.05.017

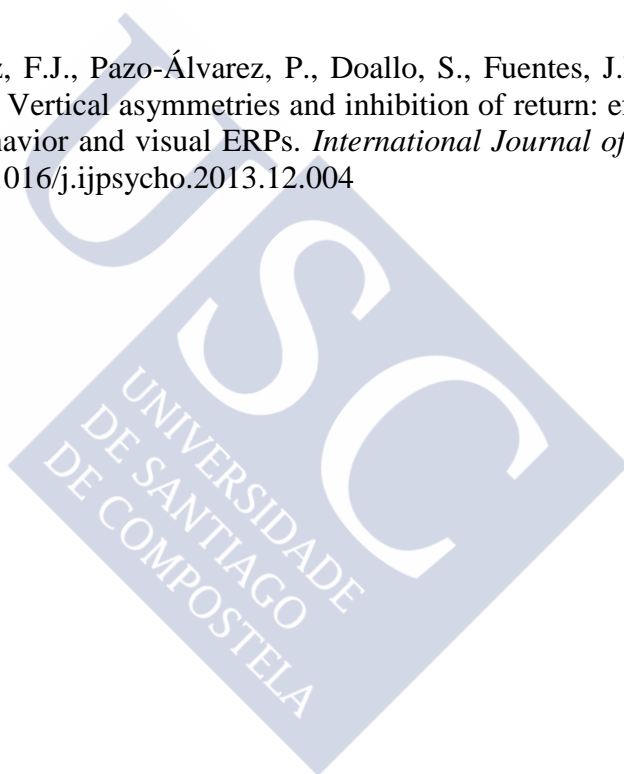




9 ANEXOS

1. Artículo con los resultados de la tarea vertical de discriminación del color.

Gutiérrez-Domínguez, F.J., Pazo-Álvarez, P., Doallo, S., Fuentes, J.L., Lorenzo-López, L. y Amenedo, E. (2014). Vertical asymmetries and inhibition of return: effects of spatial and non-spatial cueing on behavior and visual ERPs. *International Journal of Psychophysiology*, 91(2), 121-131. DOI: 10.1016/j.ijpsycho.2013.12.004







Vertical asymmetries and inhibition of return: Effects of spatial and non-spatial cueing on behavior and visual ERPs



Francisco-Javier Gutiérrez-Domínguez^a, Paula Pazo-Álvarez^a, Sonia Doallo^a, Luis J. Fuentes^b, Laura Lorenzo-López^c, Elena Amenedo^{a,*}

^a Universidade de Santiago de Compostela, Spain

^b Universidad de Murcia, Spain

^c Universidade de A Coruña, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 27 February 2013

Received in revised form 5 December 2013

Accepted 7 December 2013

Available online 14 December 2013

Keywords:

Inhibition of return

Event related potentials

Visual field

Location

Color

Behavior

ABSTRACT

The mechanisms underlying inhibition of return (IOR) are still under debate. Besides the probable implication of several processes in its generation, a reason for this uncertainty may be related to experimental factors affecting the presence, time course, and magnitude of IOR. Two of them may be related to the arrangement of the stimuli in the visual field that could cause possible interactions between IOR and response conflict effects (horizontal arrangements) or between IOR and perceptual asymmetries (vertical arrangement). The purpose of the present study was to explore location and color cueing effects with a vertical arrangement of stimuli, free of S–R compatibility effects. To examine this possibility, a cue-back task with stimuli in the vertical meridian was employed. Targets could randomly and equiprobably appear at cued or uncued locations, or with cued or uncued color. These cueing effects were analyzed on behavior and ERPs separately for upper and lower visual fields (UVF and LVF). Under location cueing, behavioral responses were slower (spatial IOR) in both hemifields. In the ERPs, N1 reductions were observed in both visual fields although with different modulations in their latency and scalp distribution. In the P3 rising beginning, posterior negative deflections in the LVF (Nd) and anterior positive deflections (Pd) in the UVF were observed. Under color cueing, P3 amplitude was reduced in the UVF accompanied by no behavioral effects. These results suggest that different patterns of brain activation can be obtained in upper and lower visual fields under spatial- and non-spatial cueing conditions.

© 2013 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

When an uninformative peripheral cue appears in our visual field it automatically attracts our attention. If within a short time interval (approximately 250 ms following the cue) a target is presented at the same location as the cue, response times (RTs) are faster for that target than for a target appearing at a different location. However, if the time between the cue and the target is longer, RTs for targets at the cued location become slower. This effect was firstly explained as an inhibitory mechanism that prevents the processing of information appearing at explored locations to optimize the orienting of the visual system to novelty (Posner and Cohen, 1984), and it was later called Inhibition of Return (IOR; Posner et al., 1985). Since its discovery, IOR has been observed in a wide variety of experimental situations within the visual, auditory, and tactile modalities (e.g., Spence et al., 2000). IOR has also been observed across a variety of tasks, including detection, localization, and discrimination (see Klein (2000) for a review), and even in natural scenes (Klein and MacInnes, 1999). IOR-like effects have also been

observed to non-spatial dimensions of both cue and target stimuli such as color, shape, and semantics (non-spatial IOR; see, for example Chen et al., 2010; Fuentes et al., 1999; Hu et al., 2011). This ubiquity suggests that the mechanisms underlying IOR are important for the selection of information.

Nevertheless, the neural substrates and functional significance of IOR are still under debate. Current evidence indicates that IOR may arise from a combination of inhibited perceptual processing (Handy et al., 1999; McDonald et al., 1999; Prime and Ward, 2004; Prime et al., 2006), a more conservative response criterion on cued trials relative to uncued trials (Ivanoff and Klein, 2001, 2006), and an inhibition of motor (Pastötter et al., 2008) and oculomotor programming (Ro et al., 2000). Given the evidence supporting several mechanisms, it has been proposed that IOR may arise from multiple processes (Kingstone and Pratt, 1999). In this context, Taylor and Klein (2000) proposed two mutually exclusive forms of IOR that depend essentially on whether the oculomotor system is activated (the motor form) or suppressed (the perceptual/attentional form). These forms have been recently observed both in behavioral execution and in visual event-related potential (ERP) results (Hilchey et al., 2013; Satel et al., 2013). Besides the probable implication of several processes in the generation of IOR, a reason for the current uncertainty on its origins may be related to

* Corresponding author at: Campus Sur s/n, 15782, Santiago de Compostela, Galicia, Spain. Tel.: +34 981 563 100x13916; fax: +34 981 528 071.

E-mail address: elena.amenedo@usc.es (E. Amenedo).

several experimental factors affecting the presence, time course, and magnitude of IOR (Klein, 2000). In this regard, the most extensively used design to explore the effects of IOR has been the cue–target paradigm in the visual modality (for a review, see Klein, 2000). In this paradigm, a peripheral cue is presented before the target stimulus at different cue-to-target time intervals (cue-to-target stimulus onset asynchrony, CTOA), and the differences between the responses to cued and uncued targets are examined. The fact that to obtain an IOR effect a CTOA longer than approximately 250 ms is necessary has been attributed to the need to disengage attention from the cued location before the presentation of the target stimulus (Posner et al., 1985; but see, for example, Chica and Lupiáñez, 2009; Riggio et al., 2004). However, the cue–target paradigm does not assure that the attentional focus has been disengaged from the cue at the time of target presentation (Prime et al., 2006). To overcome this limitation, an alternative paradigm, called the ‘cue-back design’, presents a second cue (the cue-back) during the CTOA interval at central fixation. This cue-back does not share any characteristic with either the cue or the target and plays the only role of attracting attention away from the cue to ensure that it has been reoriented away from the cued location.

Another factor that may underlie the current uncertainty about the functional locus of the IOR effect is that related to the arrangement of the stimuli in the visual field. In this sense, the presentation of the stimuli along the horizontal axis has been one of the most frequently employed in this context (e.g. Fuchs and Ansorge, 2012; Taylor and Klein, 1998a; Wascher and Tipper, 2004). This arrangement, however, may result in an interaction of IOR effects with other related to the spatial relationships between the location of the target stimulus and the response hand (S–R compatibility). One of the most known is the Simon effect, which has been proposed to interact with IOR (see Ivanoff et al. (2002) for a review; Wang et al., 2013). To overcome possible interactions between IOR and spatial S–R compatibility effects, tasks presenting the stimuli along the vertical axis can be employed. Importantly, the perceptual characteristics of our visual hemifields along the vertical axis present several asymmetries (see Karim and Kojima (2010) for a recent review). On one hand, behavioral studies have found vertical asymmetries favoring the lower visual field (LVF) in contrast-sensitivity (Cameron et al., 2002; Carrasco et al., 2002), spatial resolution (Carrasco et al., 2002; Rezec and Dobkins, 2004), orientation (Raymond, 1994) and hue (Levine and McAnany, 2005). On the other hand, neurophysiological studies have also confirmed the higher sensitivity of the LVF to contrast patterns (Portin et al., 1999), high contrast checkerboards (Fioritto et al., 1995), and non-attended color (Czigler et al., 2004) or movement direction changes (Amenedo et al., 2007). Moreover, when studying visual ERP components, different patterns can be recorded due to the orientation of the cerebral tissue involved in the analysis of the stimuli, depending on the location in the visual field where stimuli are presented (Di Russo et al., 2001; Chica et al., 2010). Consequently, a main objective of the present research was to explore cueing effects with a vertical arrangement of stimuli, free of S–R compatibility effects.

The existing difficulty to characterize the IOR functional significance and its neural locus, led several research groups to examine the underlying electrophysiological mechanisms of behavioral IOR effects, from target presentation to response execution. These studies revealed that it could be possible that a neural effect associated with IOR happens without its concomitant behavioral expression, as Klein (2000) has argued. In this sense, P1 and N1 components, related to information processing in visual areas, and known to be modulated by attention (for a review, see Luck et al. (2000) and Sattel et al. (2013)) have been the most studied in IOR research. In this context, previous studies have found amplitude reductions in the P1 component for spatially cued targets (Chica and Lupiáñez, 2009; Chica et al., 2010; McDonald et al., 1999; Prime and Jolicoeur, 2009; Prime and Ward, 2004, 2006; Sattel et al., 2013; Tian and Yao, 2008; Tian et al., 2011b; van der Lubbe et al., 2005; Wascher and Tipper, 2004), even when slower reaction

times (RTs) were not observed (Doallo et al., 2004; Eimer, 1994; Hopfinger and Mangun, 1998). These effects have been interpreted as reflecting a suppression or inhibition of perceptual processing in visual areas of previously cued stimuli. However, no effects of IOR on P1 have also been reported (Hopfinger and Mangun, 2001; McDonald et al., 1999; Prime and Ward, 2006; van der Lubbe et al., 2005). The N1 component, which is considered as an electrophysiological index of discrimination processes within the focus of visuospatial attention (Vogel and Luck, 2000), has showed more divergent effects of IOR. Thus, reduced N1 amplitude in cued trials has been mainly observed in those studies using designs that included a cue-back stimulus, and in studies requiring a discrimination task (Prime and Ward, 2004, 2006; Prime et al., 2006; Prime and Jolicoeur, 2009). In other designs, enhanced N1 amplitude was found both along with (McDonald et al., 1999; Tian and Yao, 2008) or without (Eimer, 1994) a behavioral IOR effect. Another ERP that has shown cueing effects is the P3 component. The IOR effect on RTs has been also found to be associated with enhanced P3 amplitude on cued trials (McDonald et al., 1999). However, this effect has not been always reported, since Hopfinger and Mangun (2001) and Zhang et al. (2012) did not find P3 modulations when behaviorally significant IOR effects were present. The effects of cueing on P3 have been interpreted as a post perceptual effect more related to endogenous attention processes than to pure IOR (Chica and Lupiáñez, 2009). The comparison of the ERP waveforms between cueing conditions led several groups to analyze negative differences within different latency ranges (called in general Negative difference, Nd) in the IOR context, although no consensus has been reached on their direct relation to IOR effects. Thus, McDonald et al. (1999) explained the Nd component observed in their study (increased negativity within 100–200 ms in cued trials) as an index of sensory refractoriness caused by response to the cue. Posteriorly, Wascher and Tipper (2004) described three independent Nd components: Nd150 (140–160 ms), Nd250 (240–260 ms) and Nd310 (300–320 ms). They related the Nd150 to sensory refractoriness in the cued location, the Nd250 to inhibitory processes associated with the demands of the task, and the latter, Nd310, observed only when a behaviorally IOR effect was found, to the effort to allocate the focus of attention to a previously inhibited location. However, Prime and Ward (2006) and Prime and Jolicoeur (2009) did not relate directly the processes underlying the Nd with the IOR generation per se. More recently, three differential waves (called Pd200, Nd240, and Nd280) have also been described associated to IOR effects (Tian et al., 2011a).

Taking all the above into account, the purpose of the present study was to explore the neurocognitive correlates (behavioral and ERP data) of spatial and non-spatial cueing effects. To overcome S–R compatibility effects that might interact with IOR effects, a cue-back task with stimuli in the vertical meridian was employed. Finally, due to the well-known vertical asymmetries in visual processing, we tested the possible differences between UVF and LVF when the location and color of target stimuli were cued in a color discrimination task.

2. Method

2.1. Participants

Twenty healthy naive volunteers (12 females) participated in the experiment. Participants mean age was 24.56 ± 5.86 (19–37 years), and two of them were left-handed. All participants reported having normal or corrected-to-normal vision. They obtained a monetary compensation for their participation.

2.2. Stimuli and experimental procedure

During the task (see Fig. 1), one central and two peripheral (external edge 4.5° of visual angle from the center of the screen) light gray boxes (RGB 200,200,200, $1.5^\circ \times 1.5^\circ$ of visual angle) were always present on the vertical meridian of a computer screen (100 Hz resolution). A

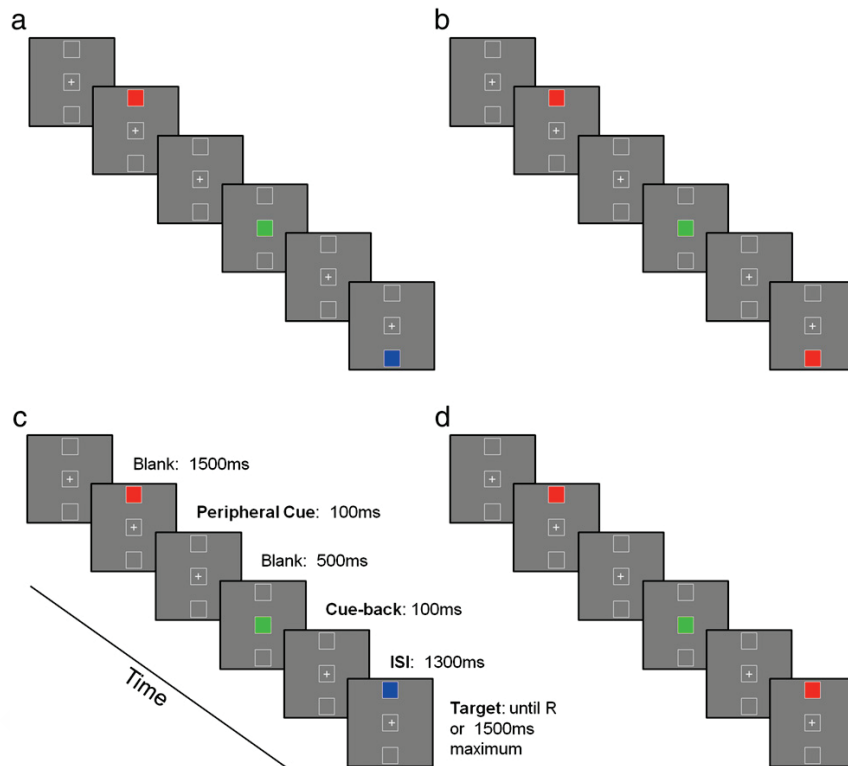


Fig. 1. Examples of the four trial types analyzed. (a) The peripheral cue does not share location or color with the target (LNCN). (b) The peripheral cue shares color but not location with the target (LNCO). (c) The peripheral cue shares location but not color with the target (LOCN). (d) The peripheral cue shares location and color with the target (LOCO).

central fixation cross (RGB 150,150,150, $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ of visual angle) was also present and participants were instructed to maintain central fixation on it during the task performance. Each trial began with a 1500 ms blank screen (RGB 50,50,50, average luminance 2.4 cd/m^2) that defined the background screen. After this, a blue (RGB 0,0,255, average luminance 8.3 cd/m^2) or red (RGB 175,0,0, average luminance 8.2 cd/m^2) patch was presented during 100 ms filling one of the two peripheral boxes (0.5 probability). This patch served as a cue for location or color dimension, and it was uninformative with regard to both location and color dimensions of the target. After a new blank screen of 500 ms duration, a cue-back consisting of a green patch (RGB 0,95,0, average luminance 8.4 cd/m^2) filling the central box was presented for 100 ms. After another blank interval of 1300 ms, a target was presented until response or for a maximum of 1500 ms. Target stimuli consisted of a blue or red patch (0.5 probability), identical to the cue, filling the upper or lower box (0.5 probability). Target shared color or location dimension with the cue in 50% of trials. The time interval comprised between the cue onset and the target onset defined a cue-to-target onset asynchrony (CTOA) of 2000 ms¹ (see Fig. 1). Four experimental conditions were obtained by combining cue and target color and location: trials with both target location and color cued by the first peripheral stimulus (Location Old Color Old, LOCO); target location cued, but not color (Location Old Color New, LOCN); target color cued,

but not location (Location New Color Old, LNCO); and neither location nor color of the target cued by the first peripheral stimulus (Location New Color New, LNCN). Participants were asked to respond to target color (red or blue) irrespective of its location by pressing one button (Response Box RB-834 model, Cedrus Corporation) with their right hand to one color and another button with their left hand to the other color. The assignment of response hand to each color was counter-balanced across participants. The task was divided in 25 blocks of 64 trials, with the different trial conditions randomly intermixed in each block. Short breaks, where lengths were controlled by subjects, were allowed between blocks. In order to examine the differences between spatial and non-spatial cueing and the possible interactions between them, we compared the four trial conditions (LOCN as spatial cueing condition, LNCO as non-spatial cueing condition, LOCO as the interaction condition, and LNCN as the condition free from cueing effects). Moreover, we performed the statistical analyses taking into account each of the visual fields where the target was presented (LVF or UVF).

2.3. Recording and analysis

2.3.1. Behavioral data

Reaction times (RTs) and accuracy were on-line recorded for all participants in all conditions. Only RT values associated with correct responses were considered for data analyses. Responses were considered correct when RTs were faster than 1500 ms. Mean correct RTs and Error rates (%) were submitted to a repeated measures analysis of variance (ANOVA) with cueing condition (LNCN, LNCO, LOCN, and LOCO), and visual field (LVF vs. UVF) as within-subject factors (SPSS Statistical Package, v19, IBM Inc.). Whenever appropriate, degrees of freedom were corrected by the conservative Greenhouse-Geisser estimate. An

¹ The reason for using a 2000 ms CTOA was that this study is included in a broader research project (still in course) with the transversal objective of exploring the effects of aging on the neurocognitive correlates of IOR. Previous research on the behavioral expression of IOR in aging has found that it appears at longer CTOAs (Castel et al., 2003; Langley et al., 2001, 2005, 2007), being the CTOA of 2000 ms one with which IOR effects have been observed both in young and in older adults (Langley et al., 2007).

alpha level of .05 was used for all analyses. Post hoc comparisons were made to determine the significance of pair-wise contrasts when appropriate, using the Bonferroni adjustment for multiple comparisons.

2.3.2. Electroencephalographic (EEG) recording

The recordings were made in an electrical shielded and sound attenuated room. Participants were sitting in an armchair placed at 112 cm distance from the computer screen. Continuous EEG activity was recorded with Brain Vision Recorder (Brain Products, Inc.) from 60 scalp Ag–AgCl electrodes placed according to the extended 10/20 International System. The cephalic electrodes were referred to the nose tip and grounded with an electrode placed at 10% of the nasion–inion distance above nasion. Vertical and horizontal electrooculogram (EOG) was recorded from above and below the participant's left eye and from the outer canthi of both eyes, respectively. Electrode impedances were kept below 10 k Ω . The sampling rate was 500 Hz/channel. The EEG signal was continuously amplified (10 K) and filtered online with a band pass of 0.05–100 Hz.

2.3.3. EEG analysis

Vision Analyzer Software (version 2.0, Brain Products, Inc.) was used for off-line processing. The EEG was digitally filtered with a band-pass of 0.1–30 Hz. Filtered EEG was segmented into epochs of 1500 ms post-stimulus and 500 ms pre-stimulus to obtain the ERPs to the target stimulus for each participant, visual field (LVF, UVF) and cueing condition (LOCN, LNCO, LNCN, LOCO) separately. Ocular artifacts associated with blinks and vertical eye movements were removed from the EEG employing the Gratton et al. (1983) method, and EEG epochs exceeding $\pm 100 \mu\text{V}$, and/or containing horizontal eye movements were rejected and excluded from averaging, as well as epochs associated with incorrect or no responses. After this procedure, a mean percentage of 76.7% correct trials across conditions was included into the average to obtain the ERP waveforms, and a mean percentage of 16.6% of trials were rejected from averaging.

To first explore the effects of the experimental manipulation with a blind method for selecting the time intervals and the electrodes with significant differences among cueing conditions, the target-locked ERP waveforms across all electrodes and along the entire epoch for each participant, visual field, and condition were submitted to separate spatio-temporal analyses with BESA Statistics Software (v1.0, May 2012; BESA GmbH, Inc., http://www.besa.de/products/besa_statistics/). On these data, to calculate the time intervals and the electrodes with significant amplitude differences between conditions in each participant, an initial paired *t*-test (alpha level 0.05) was computed per data-point, electrode, and participant in each visual field separately. The resulting time-windows with significant differences in amplitudes among conditions were subsequently passed onto a cluster-based permutation testing for each visual field separately with correction for multiple comparisons. In this procedure, clustering in time (across time points) and space (across electrodes) is based on the results of the preliminary *t*-test. Depending on the cluster-alpha setting, adjacent data points are subsumed to form a cluster. The significance of these data clusters is probed during permutation testing. The main idea behind this permutation test is that if a statistical effect is found over an extended time period in several neighboring channels, it is unlikely that this effect occurred by chance. For the present analyses, 1000 permutations with a 4 cm distance between neighbor electrodes, and with an initial alpha level of 0.05, were executed. Finally, the mean amplitude values of the time intervals and electrodes where permutations showed significant differences were calculated and subsequently submitted to parametric statistical testing by means of analyses of variance (ANOVAs). Thus, the results of these permutation analyses enabled us to objectively select different electrode sites and latency windows for further ERP traditional amplitude analyses. Specifically, for the location-cueing effect, differences were found in the latency range of N1 within a time interval from 148 to 208 ms for the LVF at P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, PO7, PO3,

POz, PO4, PO8, O1, Oz and O2 electrode sites, and within a time interval from 168 to 188 ms for the UVF at F3, F1, Fz, F2, F4, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, C3, C1, Cz, C2, C4 electrode sites. The permutation tests also showed differences from 288 to 348 ms at P5, P3, P4, P6, PO7, PO3, PO4 and PO8 for the LVF, and from 320 to 380 ms at F3, F1, Fz, F2, F4, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, C1, Cz, and C2 for the UVF. As these two latency intervals fell along the rising part of the P3 wave, difference waveforms were obtained by subtracting LNCN from LOCN conditions in each visual field to better see the cueing effects. We will refer to the resulting waveforms thereafter as Nd (Negative difference) or Pd (Positive difference) depending on the polarity of the difference associated to the IOR effect. For the color-cueing effect, significant differences were found in the latency range of P3 wave in a time interval from 418 to 438 ms, only for the UVF at CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz, and O2 electrode sites. For the comparison between uncued (LNCN) and both spatial and color cued dimensions (LOCO), permutation tests showed differences within the N1 time range in the LVF from 174 to 222 ms at CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, P3, P1, Pz, P2, P4, PO3, POz, PO4, O1, Oz, and O2 electrode sites, and in the UVF from 168 to 200 ms at FCz, C1, Cz, C2, CP1, CPz, CP2, and Pz electrode sites. Differences were also found in the P3 rising interval from 280 to 350 ms in the LVF at P7, P5, P3, P4, P6, P8, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz, and O2 electrode sites, and from 268 to 400 ms at F3, F1, Fz, F2, F4, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, C1, Cz, and C2 electrodes in the UVF. Mean ERP amplitudes in each of the above latency windows were submitted to separate repeated measures ANOVAs, using the Bonferroni adjustment for multiple comparisons when appropriate, with the within-subject factors electrode (with the specific levels for each of the above-referred time intervals and visual field respectively), location-cueing (LNCN, LOCN), color-cueing (LNCN, LNCO), and location and color cueing (LNCN vs. LOCO) effects.

3. Results

3.1. Behavioral results

Mean RTs and error rates as a function of the cueing condition in each visual field are presented in Table 1. After removing from the behavioral data those trials with incorrect responses, an average of 95.3% of correct trials across conditions was included in the statistical analyses. On RT values, the repeated measures ANOVA showed significant effects of visual field (RT were 6.04 ms faster for LVF, $F(1,19) = 7.98$; $p < .011$), and cueing condition ($F(3,57) = 8.86$; $p < .0001$), but analyses did not reveal any statistically significant interaction between cueing condition and visual field. Bonferroni adjustment for comparisons among the cueing conditions showed a significant 11.79 ms increase in RT for spatial cueing condition (LOCN) compared to the uncued (LNCN) condition ($p < .032$), but not for non-spatial cueing. Moreover, Bonferroni corrected comparisons showed that the spatial and color-cued condition (LOCO) showed the largest significant differences with both spatial uncued conditions: 15.28 ms slower compared to LNCN ($p < .0001$), and 11.29 ms slower compared to LNCO ($p < .006$). No

Table 1
Mean reaction times (ms) and error data (%). UVF: upper visual field, LVF: lower visual field; LN: location new, LO: location old, CN: color new; CO: color old.

Visual field	Cue condition	Mean RT (std. dev.)	Difference with uncued	% Error (std. dev.)
UVF	LNCN	554.217 (142.44)		1.75 (1.86)
	LOCN	566.721 (141.14)	12.504	2.30 (1.92)
	LNCO	559.111 (138.65)	4.894	1.85 (2.52)
	LOCO	568.446 (142.88)	14.229	3.25 (2.97)
LVF	LNCN	548.469 (138.86)		2.45 (2.01)
	LOCN	559.544 (141.82)	11.075	2.30 (2.27)
	LNCO	551.539 (134.89)	3.070	3.35 (3.70)
	LOCO	564.791 (141.11)	16.322	2.10 (2.15)

significant differences were found between spatial and color cued trials (LOCN vs. LNCO). Finally, no effects of visual field ($F(1,19) = 1.30$; $p = .27$) or cueing condition ($F(1,19) = 1.05$; $p = .38$) were observed on error rates.

3.2. Event-related potential (ERPs) results

Figs. 2–5 display the grand-average ERP waveforms across cueing conditions and visual fields. A visual inspection of the waveforms in Fig. 2 shows that the N1 component distribution was slightly lateralized over right centro-parietal sites for targets in the UVF, but it was of higher amplitude and more bilateral at posterior electrodes in the LVF. Along with N1, P1 showed more positive values in the UVF compared with the LVF. In the P3 latency range, larger amplitudes for UVF targets were apparent. Additionally, at the P3 rising (Fig. 3), under spatial cued conditions (LOCN) compared to uncued conditions (LNCN), the waveforms were more negative (referred to as Nd thereafter) in the LVF, while in the UVF they were more positive (referred to as Pd thereafter). Moreover, in the subtraction waveforms (LOCN minus LNCN) the Nd showed a slight left-lateralized distribution at parietal and parieto-occipital electrodes while the Pd was fronto-centrally distributed in the UVF (see Fig. 3).

3.2.1. Location cueing effects

Differences between location-cued (LOCN) and uncued (LNCN) conditions were observed at the N1 and Nd/Pd latency ranges. At the

N1 latency range, the differences were statistically significant from 148 to 208 ms in the LVF ($F(1,19) = 16.47$, $p < .001$), and from 168 to 188 ms in the UVF ($F(1,19) = 6.26$, $p < .02$). These differences consisted in an N1 amplitude reduction to location-cued trials, as it is apparent from Fig. 2. The main effect of electrode was significant in UVF ($F(14,266) = 4.68$, $p < .02$, $\epsilon = .145$), but not in LVF ($F(14,266) = 1.68$, $p < .18$, $\epsilon = .225$). Maximum differences were obtained in parieto-occipital sites (maximum amplitude difference at PO4, $1.45 \mu\text{V}$, $p < .0001$) in the LVF, and in centro-frontal sites (maximum amplitude difference at FC4, $0.932 \mu\text{V}$, $p < .01$) in the UVF. At the Nd/Pd latency ranges (Fig. 3), statistically significant effects of location cueing (LVF, $F(1,19) = 4.92$, $p < .04$; UVF, $F(1,19) = 7.14$, $p < .01$) and electrode site (LVF, $F(7,133) = 9.38$, $p < .0001$, $\epsilon = .404$; UVF, $F(7,133) = 15.76$, $p < .0001$, $\epsilon = .164$) were found. As previously referred when describing the waveform characteristics across conditions and visual fields, these differences reversed in polarity in each visual field (Nd in the LVF; Pd in the UVF), appeared later in the UVF (320–380 ms) than in the LVF (288–348 ms), and their scalp distribution was posterior in the case of Nd, and anterior for Pd. Specifically, in the LVF, maximum differences were found in lateral positions in parietal and parieto-occipital sites, and they consisted in an increased negativity (Nd) under location cueing conditions (maximum amplitude difference at PO7, $1.35 \mu\text{V}$, $p < .01$). However, in the UVF, maximum differences were found in frontal, fronto-central and central sites and they consisted in an increased positivity (Pd) under location cueing conditions (maximum amplitude difference at FC1, $-1.11 \mu\text{V}$, $p < .01$).

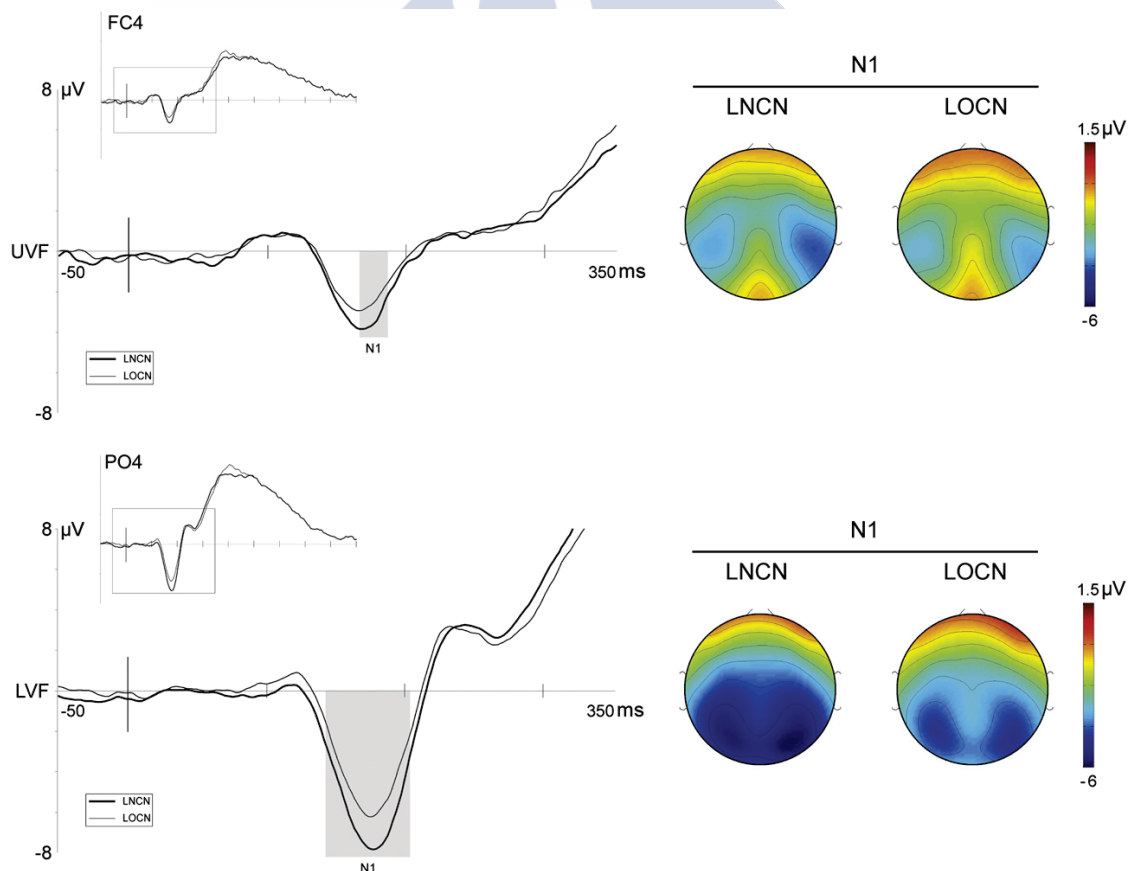


Fig. 2. Left column: amplified segments of ERP waveforms at the electrode with the largest location cueing effects on N1 amplitude. Time intervals with significant differences between LNCN and LOCN are marked with a gray bar. Right column: scalp voltage maps corresponding to the marked intervals.

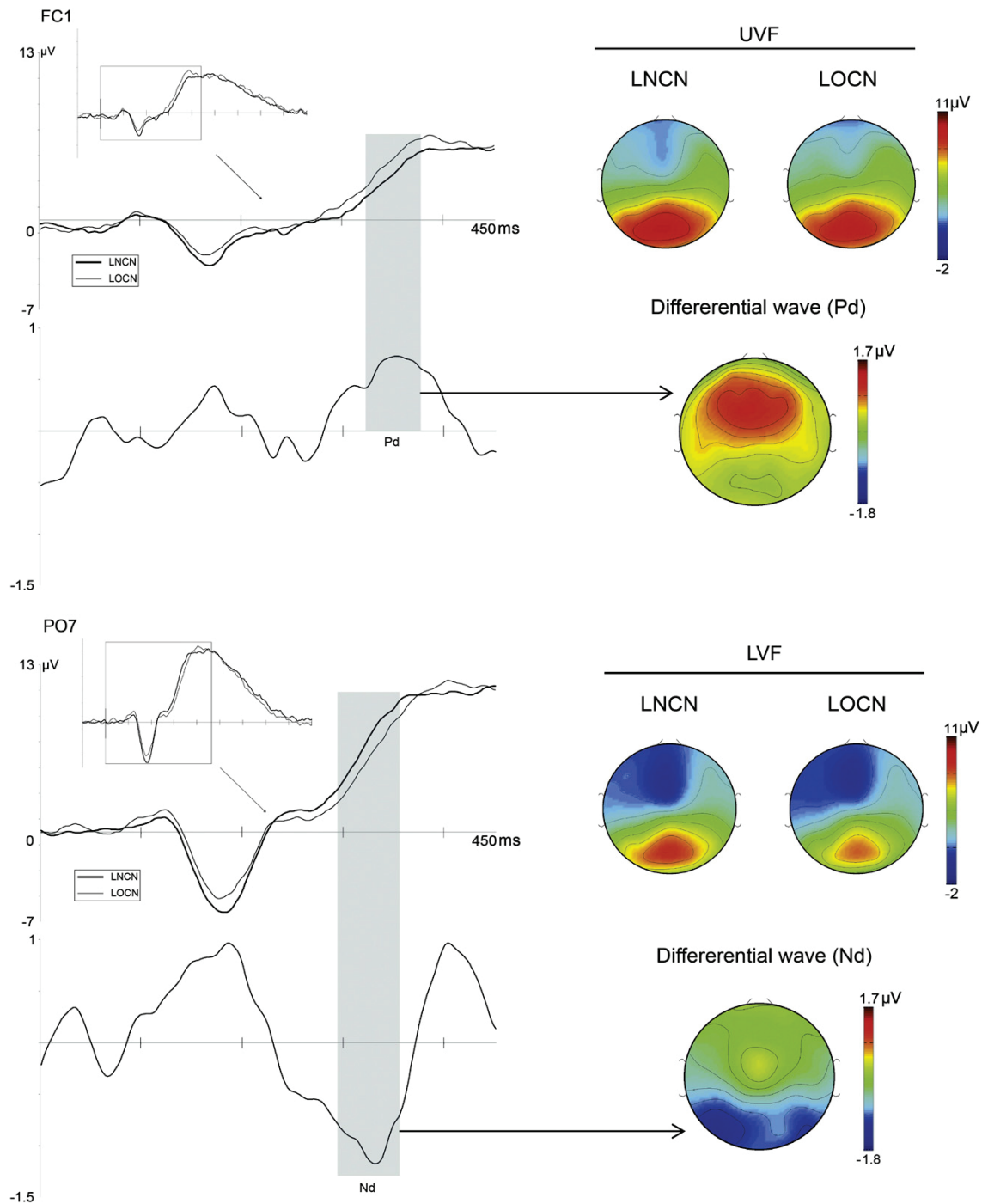


Fig. 3. Left column: amplified segments of ERP waveforms at the electrode with the largest location cueing effects on the P3 rising beginning and the corresponding differential waveforms showing Pd (UVF) and Nd (LVF). Time intervals with significant differences between LNCN and LOCN are marked with a gray bar. Right column: scalp voltage maps corresponding to the marked intervals.

3.2.2. Color cueing effects

The overall effect of color-cueing (Fig. 4) was significant only in the UVF and from 418 to 438 ms ($F(1,19) = 7.42$, $p < .01$). Color-cued trials (LNCN) showed lower amplitudes than uncued trials (LOCN), reaching the maximum difference at parieto-occipital electrodes

(maximum amplitude difference at POz, $-1.35 \mu\text{V}$, $p < .01$). The main effect of electrode was significant ($F(21,399) = 16.52$, $p < .0001$), indicating that P3 was significantly reduced for color-cued trials at all electrodes analyzed (Fig. 4). Finally, no significant interactions between electrode and color-cueing were found ($F(21,399) = .89$, $p < .61$).

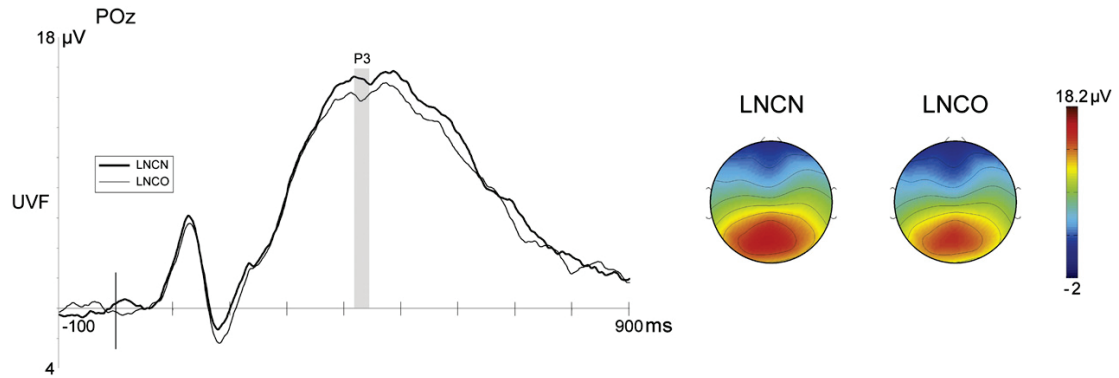


Fig. 4. Left column: ERPs showing P3 to color cueing conditions at the electrode with the largest differences between LNCN and LNCO. Time interval with significant differences between LNCN and LNCO is marked with a gray bar. Right column: scalp voltage maps corresponding to the marked interval.

3.2.3. Interaction between spatial and color cueing effects

In the analyses comparing uncued (LNCN) with spatial and color cueing (LOCO) conditions, we obtained a similar pattern than with the LNCN vs. LOCN comparison, with significant differences in the N1 and Nd/Pd latency ranges. At N1 in the LVF, we found effects of cueing from 174 to 222 ms ($F(1,19) = 8.17$; $p < .010$). LOCO trials showed N1 reduction compared with uncued from centro-parietal to occipital electrodes (maximum amplitude difference at PO4, $-1.38 \mu\text{V}$,

$p < .007$) (Fig. 5). The main effect of electrode was not significant ($F(15,285) = 1.87$; $p < .158$; $\epsilon = .164$), neither the interaction between cueing and electrode ($F(15,285) = .725$; $p < .521$; $\epsilon = .171$). At the UVF, the cueing effects were found in N1 (168 to 200 ms) ($F(1,19) = 5.77$; $p < .027$) from fronto-central to parietal electrode sites (maximum differences at Pz, $-1.94 \mu\text{V}$, $p < .029$). Electrode effect was significant ($F(7,133) = 3.69$; $p < .044$; $\epsilon = .235$), but not the interaction between electrode and cueing effects ($F(7,133) = .816$; $p < .441$; $\epsilon = .263$).

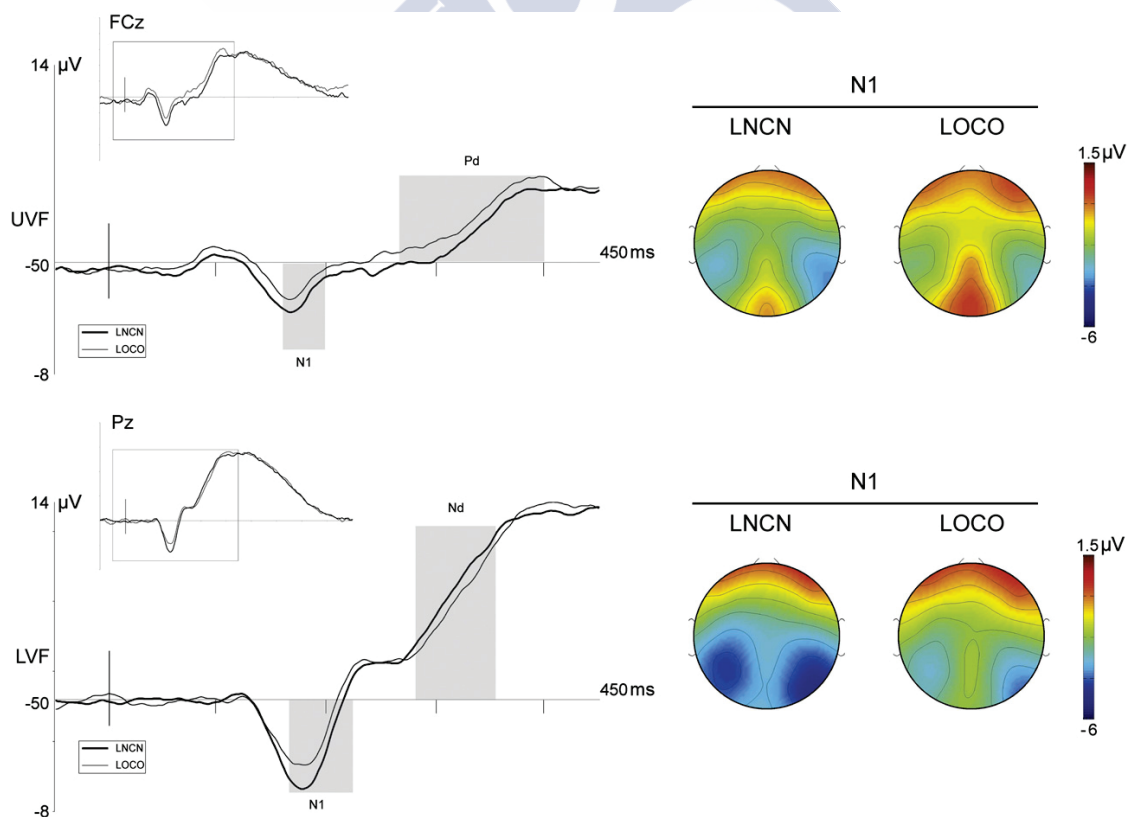


Fig. 5. Left column: amplified segments of ERP waveforms at FCz (UVF) and Pz (LVF), showing the waveforms of LOCO and LNCN conditions. Time intervals with significant differences between conditions are marked with a gray bar. Right column: scalp voltage maps corresponding to the N1 interval.

At Nd/Pd latency ranges, statistical analyses showed significant effects of electrode site (LVF, $F(13,247) = 12.20$, $p < .0001$, $\epsilon = .221$; UVF, $F(12,228) = 10.61$, $p < .0001$, $\epsilon = .152$) and cueing condition (LVF, $F(1,19) = 7.04$, $p < .016$; UVF, $F(1,19) = 7.48$, $p < .013$), but statistical significance for the two-way interaction was not found (LVF, $F(13,247) = 2.25$, $p < .083$, $\epsilon = .263$; UVF, $F(12,228) = 1.34$, $p < .272$, $\epsilon = .127$). The scalp distribution of cueing effects in the LVF was lateral and posterior, from parietal to occipital sites, and more negative (Nd) in LOCO than in LNCN condition (maximum differences at PO7, $1.70 \mu V$, $p < .008$). In the UVF, the main differences were localized from frontal to central electrodes, reversing the polarity at these sites, with larger positive amplitudes (Pd) in LOCO condition compared to LNCN condition (maximum amplitude differences at FC1, $-1.00 \mu V$, $p < .005$) (Fig. 5).

4. Discussion

The main objective of the present study was to analyze the effects of spatial and non-spatial cueing on behavioral execution and on EEG evoked activity. For that purpose, RTs, error rates and ERPs were obtained under location and color cueing conditions in a cue-back design with long CTOAs (2000 ms). To control for possible interactions between cueing effects and spatial compatibility between target location and response side, the stimuli were presented along the vertical meridian. Moreover, as vertical asymmetries in visual processing depending on the visual field could affect the results of this study (Karim and Koyima, 2010; Thomas and Elias, 2011), we analyzed the lower and the upper visual fields separately. The results revealed different effects of location and color cueing on EEG evoked activity. Moreover, differences between visual fields were observed in location and color cueing effects on EEG evoked activity.

4.1. Behavioral data

Behaviorally, the typical RT slowing, along with an absence of differences between error rates, were observed under location cueing conditions (spatial IOR) in both visual fields but not under color cueing conditions. In a previous study, Chen et al. (2010), starting from the premise that the orienting and the executive networks interact in contexts of visuospatial attention (Posner and Petersen, 1990), designed an IOR experiment in which they used combinations of location and color cueing similar to that of the present study, but employing a horizontal arrangement of stimuli. They found neurofunctional (fMRI) patterns that led them to conclude that the orienting network (more related to spatial IOR) and the executive network (more active under non-spatial IOR) interact in such a way that when one of them was inactive (i.e. uncued location or color conditions) the other (i.e. cued color or location conditions, respectively) showed more IOR effects. In contrast with the present results, Chen et al. (2010) found a significant color cueing effect (indicative of non-spatial IOR) on the RT. In Chen et al.'s research, the color effect was smaller than the location effect and only appeared at spatially uncued locations. The authors attributed their findings to the activation of the orienting and the executive networks of attention under spatial and non-spatial IOR respectively.

The demands of the present task were similar to that of the Chen et al. (2010) discrimination task, although different results were found regarding color cueing effects. To explore the causes of this discrepancy, differences in task parameters should be described more closely. Although both designs share many features, they specifically differ in two: the presentation of the stimuli on the horizontal axis, and the use of shorter CTOAs (650–750–850 ms) in Chen et al., study (2010). It could be possible that one or two of these features could mask or prevent the effects of color cueing; for example, if the spatial and non-spatial cueing effects would have a different temporal pattern, non-spatial inhibitory effects could disappear with long CTOAs while the

spatial IOR could be still working² (Langley et al., 2007). Therefore, the discrepancies observed between our data and those of Chen et al. could be explained by differences in this aspect of the experimental design.

Moreover, in the study by Chen et al. (2010), the above-referred location-based and color-based inhibitory effects were observed when the color was the relevant feature in their discrimination task. However, they did not observe color cueing effects when they instructed the participants of their study to ignore color and to respond to the location of the target stimuli. Based on these previous findings, we decided to use the color discrimination task to explore both cueing effects in the present study. As an anonymous reviewer suggested, there exists the possibility that the spatial cueing effects observed in our discrimination task could be explained by the relevance of the visual dimension (i.e. color). Therefore, and in order to assess whether a similar pattern of results emerges when location is task relevant, a behavioral experiment with the same parameters than in the original task was designed, with the sole exception that the location of the target was the relevant dimension for responding to target stimuli. The results of fourteen participants (for extended information, see Appendix A) showed again a significant cueing condition effect that was restricted to location cueing. Differences between visual fields or in the interaction between cueing condition and visual field were not found. Therefore, the pattern of increased response times (RTs) observed under spatial cueing conditions and the absence of significant differences due to color cueing resembled the results obtained in the location discrimination task by Chen et al. (2010). This finding suggests that the location cueing effects reported here are not likely to be explained by the task-relevance of the visual dimension.

Considering other previous studies in which only the color cueing was manipulated during a detection task, no convincing evidence has been found that IOR can be tagged to this non spatial feature (Kwak and Egeth, 1992; Taylor and Klein, 1998b).

However, when location cueing was combined with other features such as color, data provided time- and task-dependent complex results. Specifically, Hu et al. (2011) found, with a detection task, that non-spatial IOR-like effects occurred when the color feature appeared at the cued location. With a similar design but employing a discrimination task, Hu and Samuel (2011) even found the opposite, i.e. a facilitation of color cueing at short SOAs (200 and 350 ms). The color cueing effects observed in the first experiment by Hu et al. (2011) could be interpreted as an inhibition of the processing of the color when it appeared at the cued location (i.e. 'inhibitory tagging', Fuentes et al., 1999). In the present study, the behavioral data showed only a spatial IOR effect. Moreover, no differences were found between LNCN and LNCO conditions, which are consistent with the findings in the Hu et al. (2011) detection task experiment.

Since color was the relevant feature in the task of the present study, it is supposed that attention to color was endogenously controlled (top-down orientation) to perform it. On the contrary, location was a

² Following the suggestion of two reviewers, we conducted a behavioral pilot study to test whether the CTOA in the main experiment (2000 ms) was too long to evoke color cueing effects. Twelve right-handed naive participants (mean age 31.47 years \pm 6.75) performed the same task with the only modification of a 700 ms CTOA. Behavioral data (Reaction times, RT) were submitted to repeated measures ANOVA with the within-subject factors of cueing condition (LNCN, LNCO, LOCN, and LOCO) and visual field (LVF and UVF). The results from this pilot study (mean RTs: LNCN = 401.22 ms; LNCO = 384.62 ms; LOCN = 420.96 ms; LOCO = 410.70 ms) showed a significant cueing condition effect ($F(3,33) = 16.06$; $p < .0001$), although neither visual field ($F(1,11) = .647$; $p < .438$) nor the interaction between cueing condition and visual field ($F(3,33) = 2.27$; $p < .099$) were significant. Bonferroni test among cueing conditions showed significant differences between LNCN and LOCN (-19.74 ms; $p < .004$), LNCO and LOCN (-36.14 ms, $p < .0001$), and LNCO and LOCO (-25.88 ms; $p < .0001$). In summary, the effect of location cueing with 700 ms CTOA produced a significant spatial IOR effect, but the color cueing failed to produce any significant effect. This finding suggests that at least with the experimental design employed in the present study CTOA does not seem to be a critical feature to obtain non-spatial IOR.

non-relevant feature, but spatial attention would be exogenously oriented (bottom-up) in order to respond to a relevant stimulus, i.e. the target. Endogenous and exogenous orienting of attention have been proposed to be implemented in overlapping, although partially segregated, brain circuits that involve dorsal and ventral fronto-parietal networks, respectively (Andersen et al., 2009; Chica et al., 2006; Corbetta and Shulman, 2002; Klein and Shore, 2000; Lupiáñez et al., 2004; for a recent review see Chica et al., 2013). Specifically, Chen et al. (2010) indicated that the exogenous and the endogenous attentional capture are controlled by the orienting and executive neural networks respectively. According to this segregation, the existence of a spatial IOR but not a non-spatial inhibitory effect in our data seems to suggest, in agreement with previous studies (Chica et al., 2006; Chica and Lupiáñez, 2009; Lupiáñez et al., 2004) that mainly exogenous attentional mechanisms are acting in the present task to evoke spatial IOR effects.

4.2. ERP data

When comparing location-cued trials (LOCN) with the uncued trials (LNCN), the ERPs showed significant spatial IOR effects on the N1 component latency range in both visual fields that consisted in lower amplitudes under location cueing. However, the scalp distribution of maximum differences varied depending on the visual field where the target was presented. In the LVF, differences were larger in parieto-occipital sites, whereas in the UVF these differences showed a centro-frontal distribution. Moreover, at the rising part of P3, two different location cueing effects were observed. While in the LVF an Nd was apparent at posterior electrode sites to LOCN trials, in the UVF the same kind of trials elicited a Pd at anterior electrode sites. Finally, the comparison of color-cued trials (LNCO) with the uncued trials (LNCN) showed significant differences in the P3 latency range in the UVF only, indicating that P3 was significantly reduced for color-cued trials mainly at centro-parietal, parietal, parieto-occipital and occipital electrode sites. Considering the location and color cued condition (LOCO), as far as we know there are only previous behavioral (Hu and Samuel, 2011; Hu et al., 2011; Riggio et al., 2004) or fMRI (Chen et al., 2010) studies that have compared the effect of color and location jointly, but none of them have employed ERP analysis.

In the present study, no P1 amplitude modulations were found and the earliest effect of IOR on ERPs was in the N1 latency range. Previous results in the literature, although with discrepancies, showed amplitude modulations at earlier time intervals, specifically at P1 latency. Related to this, there are studies that have found P1 reductions under IOR conditions (Chica and Lupiáñez, 2009; McDonald et al., 1999; Prime and Jolicoeur, 2009; Prime and Ward, 2004, 2006; Satel et al., 2012; Tian and Yao, 2008; Tian et al., 2011b; van der Lubbe et al., 2005; Wascher and Tipper, 2004). Such a reduction was generally related to an inhibition of the processing of previously cued stimuli in visual areas (Wascher and Tipper, 2004), suggesting that this modulation at early stages of visual processing indicates a possible causal role of P1 in IOR (Prime and Ward, 2006).

However, other studies did not find P1 reductions associated with IOR (Hopfinger and Mangun, 2001; Satel et al., 2012), or even they found differences in P1 amplitude when behaviorally IOR effects were not present (Doallo et al., 2004; Eimer, 1994; Hopfinger and Mangun, 1998). The present study agrees with those that have not found IOR effects on P1 component although, and as suggested by a reviewer, this effect could be related to sensory attenuation processes due to the long 2000 ms CTOA employed here. A recent research by Satel et al. (2012) also offers an interesting explanation of these discrepancies that should be further explored. Satel et al. (2012) aimed at examining whether the P1 modulations by spatial IOR are associated with retinotopic or with spatiotopic reference frames employed to inhibit the visual processing of previously cued targets. To fulfill this objective, they manipulated retinal and environmental coordinates in the visual field to dissociate spatiotopic (environmental) from retinotopic

(retinal) reference frames by introducing an eye movement between the cue and the target onset. They found that early ERP reductions (P1) were more closely related to retinotopic than spatiotopic cueing effects, whereas later effects such as Nd (220–300 ms) were associated with spatiotopic effects of IOR. The authors claimed that previous studies employed designs that could confound retinal and spatial references, so it remains unclear whether the P1 modulations observed are due to IOR effects. This confound could be also present in our study. Taking all the above into account, the meaning of P1 modulations under IOR remains under debate, and might reflect other phenomena involved in visual information filtering, inhibiting irrelevant features or increasing the signal-to-noise ratio to allow an early categorization of the stimulus in the visual system (Chica et al., 2010; Klimesch, 2011). More recently, Satel et al. (2013) offered an additional explanation to the P1 reductions associated with behavioral IOR. Starting from the two mutually exclusive forms of IOR proposed by Taylor and Klein (2000) they found that P1 reductions were correlated to behavioral IOR only when the oculomotor system was actively suppressed (instruction to maintain fixation), suggesting that P1 modulations may be associated with the perceptual/attentional form of IOR. In the present study ocular movements were not permitted so, following this line of explanation, the perceptual/attentional form of IOR could be recruited. However, as stated above, no P1 modulations were found in this study. The explanation of such discrepancy may be that P1 effects, due to their shorter time course, could be lost with the CTOA employed here.

The results regarding IOR effects on N1 component are also divergent in the literature. Different patterns have been observed in N1 amplitude modulations associated with IOR. Thus, spatial IOR has been found to increase N1 amplitude (Tian and Yao, 2008), to decrease it (Prime and Jolicoeur, 2009; Prime and Ward, 2004, 2006), or even to not affect it (Hopfinger and Mangun, 2001; Satel et al., 2012; Van der Lubbe et al., 2005; Wascher and Tipper, 2004). In the present study, the effect of spatial IOR resulted in a reduction of its amplitude under location cueing conditions with differences in its distribution in each visual field (parieto-occipital in the LVF, and centro-frontal in the UVF). Considering the conjoint ERP expression of color and location cueing effects (LOCO), we could observe similar latency and amplitude differences for LOCN and LOCO at N1. The electrode sites were similar too, but slightly posterior and closer to midline in the UVF, and extended to centro-parietal electrodes but with less effect at lateral electrode sites in the LVF. These results could provide further evidence to consider that only the location effects are acting at these conditions without the influence of color cueing. These results agree with those of Prime and Ward (2004, 2006) and of Prime and Jolicoeur (2009). In Prime and Ward (2006), three possible causes of N1 reductions were suggested: the presence of a cue-back event, the vertical arrangement of stimuli, and the use of long CTOAs. In a posterior paper, this group (Prime and Jolicoeur, 2009) reached the conclusion that the cue-back presence was the main cause of the reduction in the early components, including N1. However, reviewing more closely the studies on N1 modulations associated to IOR, a design characteristic that may explain better these divergent effects shows up. Specifically, a target detection task was employed in the studies that found no N1 modulations (Hopfinger and Mangun, 2001; Satel et al., 2012; Van der Lubbe et al., 2005; Wascher and Tipper, 2004), while a discrimination task was required in studies that found N1 reductions (Prime and Jolicoeur, 2009; Prime and Ward, 2004, 2006). Previous experiments in the context of visuo-spatial attention have found N1 amplitude modulations to be related to visual discrimination processes (Van der Lubbe et al., 2005; Vogel and Luck, 2000). Taking this into account, it seems likely that N1 is modulated by spatial IOR if discrimination mechanisms are acting, as in the present study, but not if only a detection process is required.

Besides P1 and N1 components, several differential waves have been analyzed as IOR indexes resulting from the effects on ERP amplitudes falling within latency intervals that did not coincide specifically with the peak of any component (Eimer, 1994; McDonald et al., 1999;

Prime and Jolicoeur, 2009; Prime and Ward, 2004, 2006; Satel et al., 2012; Tian et al., 2011a; Wascher and Tipper, 2004). Among these waves, three of them share polarity (more negative under IOR effects, called in this case Nd), distribution (parietal and occipital regions), latency (approximately 200–300 ms) and association with behavioral spatial IOR effects: the Nd310 observed in Wascher and Tipper (2004), the Nd in Satel et al. (2012), and the Nd240 and Nd280 in Tian et al. (2011a). Moreover, in one case (Tian et al., 2011a) a positive difference in amplitude with a posterior scalp distribution (called Pd200) was also observed associated with behavioral IOR effects. In the present study both types of effects were observed to be associated with spatial IOR, although they were dependent on the visual field. Specifically, in the LVF an Nd similar to the aforementioned differential negative waves was observed within similar latency ranges, scalp distribution and association with spatial IOR effects. However, in the UVF the difference in amplitude between spatially cued and uncued conditions appeared slightly later, in anterior electrode sites, and with positive polarity (Pd). The waveforms in LOCO condition are again quite similar to those in the LOCN condition. In this sense, the Nd appeared in LVF at posterior and lateralized electrode sites, but extended to parieto-occipital electrodes close to midline. The Pd was recorded at the same frontal to parietal sites in both LOCN and LOCO conditions with a similar latency, but with the only difference that significant effects in LOCO vs. LNCN lasted more than in the LOCN vs. LNCN conditions. Considering that the lack of color cueing effects reported in the present paper was reported in previous research with color discrimination tasks (Hu and Samuel, 2011), and according to the N1 results and to the behavioral data, it seems plausible that the similar ERP pattern in LOCO and LOCN conditions be due to location cueing effects. Taking into account the larger attentional resolution and the greater exogenous effects of spatial attention observed in the LVF (He et al., 1996; Fuller et al., 2008), the Nd observed here could be interpreted as an N2-like effect reflecting a re-focusing of spatial attention into a target stimulus appearing at a location where discrimination processes had been previously inhibited (Hopf et al., 2000, 2004; McDonald et al., 2009). The positive deflection observed under spatial IOR in the UVF might be related to the elicitation of an orienting response to select a target stimulus at a previously inhibited location. In this sense, the spatial cueing of target could trigger an anterior P2-like effect that would be related to an extra evaluation of, and/or a conflict resolution in working memory, in trials with targets presented in previously inhibited locations (Du et al., 2007; Gajewski et al., 2008; Potts, 2004).

P3 was the only ERP component that showed significant differences associated with color cueing conditions that resulted in an amplitude reduction when the color of the target was equal to the color of the uninformative cue. Moreover, P3 was not affected by spatial cueing. To our knowledge, the effects of color cueing on this component have not been studied. However, effects on P3 elicited by spatially cued targets have been previously reported in discrimination tasks (Chica and Lupiáñez, 2009) and Go/Nogo tasks (Nogo-P3 in Prime and Jolicoeur, 2009; Tian and Yao, 2008), but not in detection tasks (Hopfinger and Mangun, 2001; McDonald et al., 1999). Eimer (1994) found larger amplitudes for P3 in uncued trials for a location task (but not for an identity task) without IOR effects on RT, or even with facilitation effects. In his article, he proposed that a negativity related to the attended stimulus could be occurring at the same time than P3. It is possible that the P3 modulation observed in the present results may depend on post-perceptual processes (Prime and Jolicoeur, 2009), perhaps linked to decision making or to the link of perception with motor response processes (McDonald et al., 1999; Tian and Yao, 2008). Examining our results, the lack of spatial IOR effects on this component, and the absence of modulations of earlier components related to color cueing may suggest that this wave is not directly related to the IOR mechanism but to a more general post-perceptual evaluation and/or selection of the relevant dimension (i.e. the color of the target in the present task).

In summary, the aim of the present research was to explore the possible differences between UVF and LVF when the location and color was cued in a color discrimination task. We found spatial cueing effects on RTs, but color cueing failed to show behavioral effects, even when the relevant dimension of the task was reversed. These results indicate that, at least with the design employed in the present study, only location cueing is associated with IOR. Electrophysiologically, under spatial IOR we have found N1 amplitude reductions in both upper and lower visual fields although with different scalp distribution (posterior in the LVF, and more anterior in the UVF). Significant amplitude modulations in the rising part of P3 were also observed under location cueing. However, the polarity and scalp distribution of such modulations differed depending on the visual field where location cueing occurred (a posterior Nd in the LVF, and an anterior Pd in the UVF), which can suggest that different underlying processes are activated depending on the visual field where the target has to be discriminated. Under color cueing, results showed reduced P3 amplitude only in the UVF. As the P3 modulation was found in the absence of behavioral effects, it is likely that it could be indexing a process different from IOR.

The use of a vertical arrangement of stimuli allows avoiding of spatial compatibility effects between stimuli and response (e.g. Simon effect), but the results of the present study suggest that with these displays, it would be necessary to explore each visual field separately, attending to the differences found in the neurocognitive IOR expression. In this regard, the different modulations observed in the rising period of P3 under spatial cueing (posterior Nd and anterior Pd effects in this study) that suggest that the activation of two different processes depending on the visual field of stimulation need further study to reach conclusions on the underlying processes. The other remaining questions should be investigated in the future, such as how the advantages in each visual field act in the IOR generation. To this purpose, and in accordance with the present results, the visual field effect should be taken into account in future designs.

Acknowledgments

This study was supported by grants from the Spanish MICINN (PSI2010-21427) and Xunta de Galicia (10PXIB211220PR). S.D. was supported by an Isidro Parga Pondal contract (Xunta de Galicia, Spain).

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2013.12.004>.

References

- Amenedo, E., Pazo-Álvarez, P., Cadaveira, P., 2007. Vertical asymmetries in pre-attentive detection of changes in motion direction. *Int. J. Psychophysiol.* 64 (2), 184–189.
- Andersen, S.K., Müller, M.M., Hillyard, S.A., 2009. Color-selective attention need not be mediated by spatial attention. *J. Vis.* 9 (6), 1–7.
- Cameron, E.L., Tai, J.C., Carrasco, M., 2002. Covert attention affects the psychometric function of contrast sensitivity. *Vis. Res.* 42, 949–967.
- Carrasco, M., Williams, P.E., Yeshurun, Y., 2002. Covert attention increases spatial resolution with or without masks: support for signal enhancement. *J. Vis.* 2, 467–479.
- Castel, A.D., Chasteen, A.L., Scialfa, C.T., Pratt, J., 2003. Adult age differences in the time course of inhibition of return. *J. Gerontol. Psychol. Sci.* 58B, 256–259.
- Chen, Q., Fuentes, L.J., Zhou, X., 2010. Biasing the organism for novelty: a pervasive property of the attention system. *Hum. Brain Mapp.* 31 (8), 1146–1156.
- Chica, A.B., Lupiáñez, J., 2009. Effects of endogenous and exogenous attention on visual processing: an inhibition of return study. *Brain Res.* 1278, 75–85.
- Chica, A.B., Lupiáñez, J., Bartolomeo, P., 2006. Dissociating inhibition of return from endogenous orienting of spatial attention: evidence from detection and discrimination tasks. *Cogn. Neuropsychol.* 23 (7), 1015–1034.
- Chica, A.B., Lasaporana, S., Lupiáñez, J., Doricchi, F., Bartolomeo, P., 2010. Exogenous attention can capture perceptual consciousness: ERP and behavioural evidence. *Neuroimage* 51, 1205–1212.
- Chica, A.B., Bartolomeo, P., Lupiáñez, J., 2013. Two cognitive and neural systems for endogenous and exogenous spatial attention. *Behav. Brain Res.* 237, 107–123.

- Corbetta, M., Shulman, G.L., 2002. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat. Rev. Neurosci.* 3, 201–215.
- Czigler, I., Balazs, L., Pato, L.G., 2004. Visual change detection: event-related potentials are dependent on stimulus location in humans. *Neurosci. Lett.* 364, 149–153.
- Di Russo, F., Martínez, A., Sereno, M.I., Pitzalis, S., Hillyard, S.A., 2001. Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Hum. Brain Mapp.* 15, 95–111.
- Doallo, S., Lorenzo-López, L., Vizoso, C., Rodríguez Holguín, S., Amenedo, E., Bará, S., Cadaveira, F., 2004. The time course of the effects of central and peripheral cues on visual processing: an event-related potentials study. *Clin. Neurophysiol.* 115, 199–210.
- Du, Y., Zhang, J.X., Xiao, Z., Wu, R., 2007. Neural systems and time course of proactive interference in working memory. *Proceedings of the 29th Annual International Conference of the IEEE EMBS*, pp. 1136–1139.
- Eimer, M., 1994. An ERP study on visual spatial priming with peripheral onsets. *Psychophysiology* 31, 154–163.
- Fioretti, M., Gandolfo, E., Orione, C., Fatone, M., Rela, S., Sannita, W.G., 1995. Automatic perimetry and visual P300: differences between upper and lower visual fields stimulation in healthy subjects. *J. Med. Eng. Technol.* 19, 80–83.
- Fuchs, I., Ansorge, U., 2012. Inhibition of return is not a hallmark of exogenous capture by unconscious cues. *Front. Hum. Neurosci.* 6, 1–8.
- Fuentes, L.J., Vivas, A.B., Humphreys, G.W., 1999. Inhibitory tagging of stimulus properties in inhibition of return: effects on semantic priming and flanker interference. *Q. J. Exp. Psychol.* 52A (1), 149–164.
- Fuller, S., Rodríguez, R.Z., Carrasco, M., 2008. Apparent contrast differs across the vertical meridian: visual and attentional factors. *J. Vis.* 8 (1):16, 1–16.
- Gajewski, P.D., Stoerig, P., Falkenstein, M., 2008. ERP-correlates of response selection in a response conflict paradigm. *Brain Res.* 1189, 127–134.
- Gratton, G., Coles, M.G.H., Donchin, E., 1983. A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 55, 468–484.
- Handy, T.C., Jha, A.P., Mangun, G.R., 1999. Promoting novelty in vision: inhibition of return modulates perceptual-level processing. *Psychol. Sci.* 10 (2), 157–161.
- He, S., Cavanagh, P., Intriligator, J., 1996. Attentional resolution and the locus of visual awareness. *Nature* 383, 334–337.
- Hilchey, M.D., Satel, J., Ivanoff, J., Klein, R.M., 2013. On the nature of the delayed inhibitory cueing effects generated by uninformative arrows at fixation. *Psychon. Bull. Rev.* 20, 593–600.
- Hopf, J.-M., Luck, S.J., Girelli, M., Hagner, T., Mangun, G.R., Scheich, H., Heinze, H.-J., 2000. Neural sources of focused attention in visual search. *Cereb. Cortex* 10, 1233–1241.
- Hopf, J.-M., Boelmans, K., Schoenfeld, M.A., Luck, S.J., Heinze, H.-J., 2004. Attention to features precedes attention to locations in visual search: evidence from electromagnetic brain responses in humans. *J. Neurosci.* 24 (8), 1822–1832.
- Hopfinger, J.B., Mangun, G.R., 1998. Reflexive attention modulates processing of visual stimuli in human extrastriate cortex. *Psychol. Sci.* 9 (6), 441–447.
- Hopfinger, J.B., Mangun, G.R., 2001. Tracking the influence of reflexive attention on sensory and cognitive processing. *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* 1 (1), 56–65.
- Hu, F.K., Samuel, A.G., 2011. Facilitation versus inhibition in non-spatial attribute discrimination tasks. *Atten. Percept. Psychophys.* 73, 784–796.
- Hu, F.K., Samuel, A.G., Chan, A.S., 2011. Escape from inhibition of return by changing a salient, nonspatial attribute in a complex environment. *J. Exp. Psychol. Gen.* 140 (1), 35–50.
- Ivanoff, J., Klein, R.M., 2001. The presence of a nonresponding effector increases inhibition of return. *Psychon. Bull. Rev.* 2, 307–314.
- Ivanoff, J., Klein, R.M., 2006. Inhibition of return: sensitivity and criterion as a function of response time. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 32 (4), 908–919.
- Ivanoff, J., Klein, R.M., Lupiañez, J., 2002. Inhibition of return interacts with the Simon effect: an omnibus analysis and its implications. *Atten. Percept. Psychophys.* 64 (2), 318–327.
- Karim, A.K., Kojima, H., 2010. The what and why of perceptual asymmetries in the visual domain. *Adv. Cogn. Psychol.* 15 (6), 103–115.
- Kingstone, A., Pratt, J., 1999. Inhibition of return is composed of attentional and oculomotor processes. *Percept. Psychophys.* 61 (6), 1046–1054.
- Klein, R.M., 2000. Inhibition of return. *Trends Cogn. Sci.* 4 (4), 138–147.
- Klein, R.M., MacInnes, J., 1999. Inhibition of return is a foraging facilitator in visual search. *Psychol. Sci.* 10 (4), 346–352.
- Klein, R.M., Shore, D.L., 2000. Relations among modes of visual orienting. In: Monsell, S., Driver, J. (Eds.), *Attention & Performance XVIII: Control of Cognitive Processes*. MIT Press, Cambridge, MA, pp. 195–208.
- Klimesch, W., 2011. Evoked alpha and early access to the knowledge system: the P1 inhibition timing hypothesis. *Brain Res.* 1408, 52–71.
- Kwak, H.-W., Egeth, H., 1992. Consequences of allocating attention to location and to other attributes. *Percept. Psychophys.* 51 (5), 455–464.
- Langley, L.K., Fuentes, L.J., Hochhalter, A.K., Brandt, J., Overmier, J.B., 2001. Inhibition of return in aging and Alzheimer's disease: performance as a function of task demands and stimulus timing. *J. Clin. Exp. Neuropsychol.* 23 (4), 431–446.
- Langley, L.K., Vivas, A.B., Fuentes, L.J., Bagne, A.G., 2005. Differential age effects on attention-based inhibition: inhibitory tagging and inhibition of return. *Psychol. Aging* 20 (2), 356–360.
- Langley, L.K., Fuentes, L.J., Vivas, A.B., Saville, A.L., 2007. Aging and temporal patterns of inhibition of return. *J. Gerontol.* 2, 71–77.
- Levine, M.W., McAnany, J.J., 2005. The relative capabilities of the upper and lower visual hemifields. *Vis. Res.* 45, 2820–2830.
- Luck, S.J., Woodman, G.E., Vogel, E.K., 2000. Event-related potential studies of attention. *Trends Cogn. Sci.* 4, 432–440.
- Lupiañez, J., Decaix, C., Siéroff, E., Chokron, S., Milliken, B., Bartolomeo, P., 2004. Independent effects of endogenous and exogenous spatial cueing: inhibition of return at endogenously attended target locations. *Exp. Brain Res.* 159 (4), 447–457.
- McDonald, J.J., Ward, L.M., Kiehl, K.A., 1999. An event-related brain potential study of inhibition of return. *Percept. Psychophys.* 61 (7), 1411–1423.
- McDonald, J.J., Hickey, C., Green, J.J., Whitman, J.C., 2009. Inhibition of return in the covert deployment of attention: evidence from human electrophysiology. *J. Cogn. Neurosci.* 21 (4), 725–733.
- Pastötter, B., Hanslmayr, S., Bäuml, K.H., 2008. Inhibition of return arises from inhibition of response processes: an analysis of oscillatory beta activity. *J. Cogn. Neurosci.* 20 (1), 65–75.
- Portin, K., Vanni, S., Virsu, V., Hari, R., 1999. Stronger occipital cortical activation to lower than upper visual field stimuli. *Neuromagnetic recordings. Exp. Brain Res.* 124, 287–294.
- Posner, M.I., Cohen, Y., 1984. Components of Visual Orienting. *Attention and Performance X: Control of Language Processes*. In: Bouma, H., Bonwhuis, D. (Eds.), Erlbaum, Hillsdale, N.J., pp. 551–556.
- Posner, M.I., Petersen, S.E., 1990. The attention system of the human brain. *Annu. Rev. Neurosci.* 13, 25–42.
- Posner, M.I., Rafal, R.D., Choate, L.S., Vaughan, J., 1985. Inhibition of return: neural basis and function. *Cogn. Neuropsychol.* 2, 211–228.
- Potts, G.F., 2004. An ERP index of task relevance evaluation of visual stimuli. *Brain Cogn.* 56, 5–13.
- Prime, D.J., Jolicoeur, P., 2009. Response-selection conflict contributes to inhibition of return. *J. Cogn. Neurosci.* 21 (5), 991–999.
- Prime, D.J., Ward, L.M., 2004. Inhibition of return from stimulus to response. *Psychol. Sci.* 15 (4), 272–276.
- Prime, D.J., Ward, L.M., 2006. Cortical expressions of inhibition of return. *Brain Res.* 1072 (1), 161–174.
- Prime, D.J., Visser, T.A.W., Ward, L.M., 2006. Reorienting attention and inhibition of return. *Percept. Psychophys.* 68 (8), 1310–1323.
- Raymond, J.E., 1994. Directional anisotropy of motion sensitivity across the visual field. *Vis. Res.* 34, 1029–1037.
- Rezec, A.A., Dobkins, K.R., 2004. Attentional weighting: a possible account of visual field asymmetries in visual search? *Spat. Vis.* 17, 269–293.
- Riggio, L., Patter, L., Umiltà, C., 2004. Location and shape in inhibition of return. *Psychological Research* 68, 41–54.
- Ro, T., Pratt, J., Rafal, R.D., 2000. Inhibition of return in saccadic eye movements. *Exp. Brain Res.* 130 (2), 264–268.
- Satel, J., Wang, Z., Hilchey, M.D., Klein, R.M., 2012. Examining the dissociation of retinotopic and spatiotopic inhibition of return with event-related potentials. *Neurosci. Lett.* 524, 40–44.
- Satel, J., Hilchey, M.D., Wang, Z., Story, R., Klein, R.M., 2013. The effects of ignored versus foveated cues upon inhibition of return: an event-related potential study. *Atten. Percept. Psychophys.* 75 (1), 29–40.
- Spence, C., Lloyd, D., McGlone, F., Nichols, M.E.R., Driver, J., 2000. Inhibition of return is supramodal: a demonstration between all possible pairings of vision, touch and audition. *Exp. Brain Res.* 134, 42–48.
- Taylor, T.L., Klein, R.M., 1998a. On the causes and effects of inhibition of return. *Psychon. Bull. Rev.* 5 (4), 625–643.
- Taylor, T.L., Klein, R.M., 1998b. Inhibition of return to color: a replication and non-extension of Law, Pratt, and Abrams (1995). *Percept. Psychophys.* 60 (8), 1452–1456.
- Taylor, T.L., Klein, R.M., 2000. Visual and motor effects in inhibition of return. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 26 (5), 1639–1656.
- Thomas, N.A., Elias, L.J., 2011. Upper and lower visual field differences in perceptual asymmetries. *Brain Res.* 1387, 108–115.
- Tian, Y., Yao, 2008. A study on the neural mechanism of inhibition of return by the event-related potential in the Go/Nogo task. *Biol. Psychol.* 79, 171–178.
- Tian, Y., Chica, A.B., Xu, P., Yao, D., 2011a. Differential consequences of orienting attention in parallel and serial search: an ERP study. *Brain Res.* 1391, 81–92.
- Tian, Y., Klein, R.M., Satel, J., Xu, P., Yao, 2011b. Electrophysiological explorations of the cause and effect on inhibition of return in a cue-target paradigm. *Brain Topogr.* 24, 164–182.
- Van der Lubbe, R.H.J., Vogel, R.O., Postma, A., 2005. Different effects of exogenous cues in a visual detection and discrimination task: delayed attention withdrawal and/or speeded motor inhibition? *J. Cogn. Neurosci.* 17 (12), 1829–1840.
- Vogel, E.K., Luck, S.J., 2000. The visual N1 component as an index of a discrimination process. *Psychophysiology* 37, 190–203.
- Wang, P., Fuentes, L.J., Vivas, A.B., Chen, Q., 2013. Behavioural and neural interaction between spatial inhibition of return and the Simon effect. *Front. Hum. Neurosci.* 7, 572.
- Wascher, E., Tipper, S.P., 2004. Revealing effects of noninformative spatial cues: an EEG study of inhibition of return. *Psychophysiology* 41, 716–728.
- Zhang, Y., Zhou, X., Zhang, M., 2012. Temporary inhibitory tagging at previously attended locations: evidence from event-related potentials. *Psychophysiology* 49 (9), 1191–1199.